

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ZACCARIA KACEM

L'HYDROGÉOMORPHOLOGIE RÉVÈLE SA MÉLODIE :
SÉLECTION DE L'HABITAT ACOUSTIQUE CHEZ L'OMBLE DE FONTAINE
(*SALVELINUS FONTINALIS*) EN RUISSEAU

AVRIL 2019

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

"Focus on the journey, not the destination. Joy is found not in finishing an activity but in doing it."

Greg Anderson

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier personnellement mon directeur Raphaël Proulx et mon codirecteur Marco A. Rodríguez de m'avoir offert l'opportunité de reprendre des études universitaires avec succès. Leur soutien constant ainsi que leur disponibilité sans égale ont permis de mener à terme cette recherche dans une atmosphère très agréable. Par votre passion pour la recherche, vous avez su me motiver continuellement durant ces deux années. Vos conseils, remarques et suggestions ont beaucoup contribué à développer mon œil critique sur le monde qui nous entoure. Vous avez réussi à repousser mes limites d'apprentissage encore plus loin. J'ai été très heureux de travailler avec vous.

Je voudrais également remercier mon comité d'évaluation constitué d'Andrea Bertolo et de Pierre Magnan pour avoir pris le temps de considérer mon projet en l'étudiant attentivement. Leurs questions et suggestions ont contribué à faire évoluer ma réflexion personnelle.

Ce travail n'aurait pas été possible sans toute l'aide que j'ai reçue, aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire ou lors de mes nombreux questionnements. Je remercie donc chaleureusement mes camarades du laboratoire de la Chaire de recherche du Canada en intégrité écologique (CRIE) et du laboratoire de Marco A. Rodríguez; Benjamin Gosselin, Caroline Beaulieu, Charles Martin, Claudie Lachance, Guillaume Rheault, Irene Torrecilla Roca, Louis Desrochers, Lucas Deschamps et Théo Allard. Je suis particulièrement reconnaissant envers Irène Torrecilla Roca qui m'a transmis tout son savoir sur l'acoustique.

Une extrême reconnaissance va également à ma compagne qui m'a supporté dans tous mes états d'humeur en me valorisant chaque jour davantage.

Finalement, je souhaite remercier tout particulièrement mes amis et ma famille pour m'avoir suivi, encouragé et diverti dans les moments plus difficiles de ma maîtrise.

Ce juste milieu entre le travail et la détente m'a permis de garder le cap durant ces deux années. Un grand merci à vous tous. De par ses compétences grammaticales, Julien Picherit a également contribué au succès de ce mémoire en y faisant une relecture attentive. Merci.

La réalisation de ce projet a été permise grâce aux subventions à la découverte par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) à Raphaël Proulx et à Marco A. Rodríguez.

AVANT-PROPOS

L'idée de réalisation du projet présenté dans ce mémoire est le fruit d'une collaboration entre deux professeurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières, Raphaël Proulx et Marco A. Rodríguez qui avaient l'envie de joindre leurs compétences respectives afin d'élaborer une recherche inédite. Le but principal de ce projet était de mieux comprendre le paysage sonore subaquatique en milieu lotique et son implication possible sur les populations de poissons. Les raisons qui m'ont mené à choisir ce projet furent motivées en premier lieu par ma passion pour les poissons, mais aussi par un désir d'en apprendre encore plus sur les environnements de ruisseaux. L'idée de revisiter de tels milieux par une approche acoustique a immédiatement attisé ma curiosité. C'est donc rempli d'enthousiasme, mais sans aucune expertise acoustique que j'ai commencé le projet à l'été 2016. Les campagnes d'échantillonnages furent réalisées durant l'été 2016 et 2017. Cependant, seules les données de 2017 furent considérées pour l'étude en raison du nombre trop faible d'ombles de fontaine capturés la première année. Ce mémoire de maîtrise est l'aboutissement d'un peu plus de deux années de recherche dans le cadre de la maîtrise en sciences de l'environnement.

Le mémoire présenté comprend trois chapitres, soit une introduction générale et une conclusion, toutes deux écrites en français (chapitres I et III) et un article scientifique. Ce dernier décrit en détail le déroulement du projet ainsi que les principaux résultats trouvés (chapitre II). L'article scientifique, dont je suis l'auteur principal avec Marco A. Rodríguez et Raphaël Proulx, sera soumis à la revue *Freshwater Biology*.

RÉSUMÉ

Le paysage sonore subaquatique est étudié depuis de nombreuses années en milieux marins. Or, en eaux douces et plus particulièrement en milieux lotiques, peu d'études se sont intéressées aux éléments qui gêneraient et influençaient le fond sonore. Le but de cette recherche était donc, dans un premier temps, de mieux connaître les facteurs hydromorphologiques jouant un rôle dans la modulation du paysage acoustique d'un ruisseau à l'aide d'un type d'analyse novateur dans le traitement du son, l'analyse fonctionnelle des données (ang. : Functional Data Analysis; FDA). Dans un deuxième temps, l'étude s'est également intéressée à l'implication du son ambiant dans le processus de sélection de l'habitat chez une population d'ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Pour répondre à ces objectifs, une caractérisation détaillée des habitats physiques et acoustiques a été réalisée et jumelée avec des dénombrements d'ombles de fontaine dans un petit ruisseau au sud du Québec (ruisseau Grégoire, région Chaudière-Appalaches). Les résultats montrèrent une très forte hétérogénéité acoustique spatiale et temporelle sur de très courtes distances. Des habitats de même catégorie ont parfois montré des différences de pression du son (ang. : Sound Pressure Level; SPL) variant entre 40 dB et 140 dB (re 1µPa). Les principales variables hydromorphologiques responsables de cette hétérogénéité furent la vitesse de courant et la profondeur de l'eau tel que décrit dans la littérature. En ce qui concerne les abondances d'ombles de fontaine, une relation positive entre la densité de poissons et l'intensité sonore a été observée, indépendamment de la vitesse du courant et de la profondeur de l'eau. Les habitats de fosses et de rapides avaient tendance à avoir des densités d'ombles de fontaine plus élevées lorsque leur fond sonore était plus bruyant. Une telle relation pourrait être expliquée par le seuil d'audition élevé des salmonidés. Il serait aussi possible que le son soit un intégrateur plus global de la qualité de l'habitat. Ces premiers résultats mettent en lumière le potentiel d'utilisation du son comme indice dans la sélection de l'habitat chez des populations de poissons.

Mots-clés : abondance de poissons, caractérisation de l'habitat, hydrophone, eaux douces, faciès, omble de fontaine, intensité sonore, FDA.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS	v
RÉSUMÉ.....	vi
LISTE DES FIGURES	ix
CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
1.1 Problématique	1
1.2 Le son et ses composantes	2
1.3 Cadre conceptuel	3
1.3.1 La provenance du son dans l'environnement aquatique	3
1.3.2 La propagation du son dans l'eau	4
1.3.3 Variabilité acoustique spatiale et temporelle	6
1.3.4 Le son perçu par les poissons	9
1.3.5 Seuil d'audition.....	9
1.3.6 L'information véhiculée par le son	11
1.4 Adaptation entre environnement et appareils auditifs	12
1.5 Objectifs et hypothèses	15
CHAPITRE II	
THE RIVERSCAPE MEETS THE SOUNDSCAPE: ACOUSTIC HABITAT USE BY BROOK CHARR IN A SMALL STREAM	16
2.1 Abstract.....	17
2.2 Introduction.....	17
2.3 Methods	19
2.3.1 Study site.....	19
2.3.2 Hydromorphological measurements and habitat classification	20
2.3.3 Fish counts	20
2.3.4 Underwater sound recording.....	21
2.3.5 Data analysis	22

2.4	Results	23
2.4.1	Acoustic profile of habitats	23
2.4.2	Link between hydromorphological and acoustic variables.....	24
2.4.3	Habitat use by brook charr.....	24
2.5	Discussion.....	25
2.5.1	Stream ambient noise.....	25
2.5.2	Influence of ambient noise on brook charr populations	26
2.6	Acknowledgements.....	28
2.7	References.....	29
2.8	Tables.....	35
2.9	Figure captions.....	38
CHAPITRE III		
CONCLUSION GÉNÉRALE		44
3.1	Contextualisation	44
3.2	Résultats principaux.....	45
3.2.1	Paysage sonore subaquatique lotique	45
3.2.2	Sélection de l’habitat acoustique par l’omble de fontaine	47
3.3	Conclusion	47
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		49
ANNEXE A		
LOCALISATION DU SITE D’ÉTUDE.....		54
ANNEXE B		
PLAN D’ÉCHANTILLONNAGE DU RUISSEAU GRÉGOIRE		55
ANNEXE C		
ABONDANCES D’OMBLES DE FONTAINE DU RUISSEAU GRÉGOIRE....		56

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Représentation d'une onde sonore avec le mouvement particulier qu'elle provoque	3
1.2	Représentation d'une onde sonore (A) passant d'un medium initial (en blanc) à un deuxième medium (en bleu).....	6
1.3	Représentation de la variabilité acoustique spatiale et temporelle sur un gradient longitudinal de deux cours d'eau en Europe.....	7
1.4	Spectrogramme présentant le son ambiant de trois rapides d'un ruisseau avec des vitesses de courant et profondeurs d'eau différentes	8
1.5	Exemple de seuils d'audition de trois espèces de poissons	10
1.6	Seuil d'audition pour cinq espèces de poisson appartenant la famille des salmonidés.....	11
1.7	Représentation de la sensibilité auditive maximum de 119 espèces de poissons en prenant en compte la présence d'une adaptation auditive (appareil de Weber).....	13
1.8	Répartition des espèces détenant un appareil de Weber en fonction de (A) l'habitat fréquenté et (B) la présence ou non de barbillons.....	14

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique

Le son occupe une place fondamentale dans la structure spatiale et temporelle des écosystèmes (Pijanowski *et al.* 2011). Prenons pour exemple un paysage façonné par des cours d'eau et cisailé par des montagnes. Le son généré par l'hydrographie et par le vent heurtant les montagnes crée une diversité acoustique propre à ce paysage. Au fil des saisons, l'arrivée des oiseaux au printemps, les orages en été et le craquement de la glace en hiver vont engendrer une sonorité temporelle unique. L'ensemble de ces sons peuvent être abiotiques (d'origine géophysique), biotiques (émis par des organismes vivants) ou anthropiques (provenant des activités humaines). Ils permettent aux organismes du milieu d'acquérir diverses informations sur le type d'habitat, la présence de congénères et prédateurs ou encore sur la nourriture disponible (Popper et Fay 1993; Slabbekoorn *et al.* 2010; Radford *et al.* 2010; Holt et Johnston 2011; Zaho *et al.* 2016). L'ensemble de ces signaux sonores forment ce que l'on appelle « le paysage acoustique » (Pijanowski *et al.* 2011). Dans les rivières et ruisseaux, le frottement de l'eau au contact des différentes composantes physiques du cours d'eau (ex. : obstacles, substrat, transport des sédiments, etc.) génère des turbulences et des vitesses de courants variées, ce qui forme l'environnement sonore (Tonolla *et al.* 2009). Cet environnement sonore est omniprésent et chaque cours d'eau a une signature acoustique qui lui est propre (Tonolla *et al.* 2010; Amoser et Ladich 2010).

Quelques travaux ont déjà montré des liens forts entre la signature acoustique d'une rivière et son hydromorphologie (Lugli et Fine 2003; Wysocki *et al.* 2007; Tonolla *et al.* 2009; Amoser et Ladich 2010; Tonolla *et al.* 2010, 2011). Cependant, la présente étude vise à aller plus loin en étudiant l'influence des principales variables physiques

(ex., vitesse de courant, profondeur de l'eau et type de substrat) sur la signature acoustique d'un ruisseau dans le temps et l'espace.

L'intensité du son dans l'eau varie beaucoup au fil d'une rivière et de ses différents faciès. Les variations acoustiques sont fortement reliées à la vitesse du courant, à l'immersion des obstacles et à l'obstruction du courant (Tonolla *et al.* 2009). Par ailleurs, cette variabilité acoustique peut influencer le comportement de certains poissons. Cela a été observé chez la sole (*Solea solea*) qui, lors des tempêtes, recherche les zones qui présentent un environnement sonore calme (Lagardere et Begout 1993). Serait-il alors possible qu'en milieu fluvial, la sélection de l'habitat d'une espèce soit expliquée par l'environnement sonore?

1.2 Le son et ses composantes

Pour mieux comprendre les phénomènes qui influencent la propagation du son sous l'eau, il est nécessaire de reprendre quelques notions élémentaires de l'acoustique. Le son est une vibration mécanique qui se traduit sous forme d'onde sonore (Roger et Cox 1988). L'onde, en se propageant, est perceptible de deux manières (Schellart et Popper 1992). La première est appelée « le mouvement des particules ». Ce processus est visible à courte distance par l'oscillation des molécules autour de leur axe lorsqu'une onde les traverse (Bradbury et Vehrencamp 2011). Elles oscilleront jusqu'à retrouver leur état d'équilibre une fois l'onde passée. Cette excitation se transmet de molécule en molécule, mais s'atténue rapidement avec la distance (Lugli et Fine 2007; Bradbury et Vehrencamp 2011). La deuxième est liée aux variations de pression qui sont perceptibles sur de plus grandes distances (Slabbekoorn *et al.* 2010). Par sa propagation, le son modifie la pression du médium dans lequel il se trouve et crée des zones à forte pression (compression) suivies de zones à faible pression (raréfaction) (Bradbury et Vehrencamp 2011). L'intensité du son est exprimée le plus souvent en décibel (réf. 1 μ Pa dans l'eau) et fait référence à l'amplitude de l'onde (en quelque sorte le “volume”). La fréquence du son décrit le nombre d'oscillations qu'une onde effectue par unité de temps. Si cette unité est la

seconde, la fréquence s'exprimera en hertz (Hz). La fréquence exprime d'une certaine façon la tonalité du son (Figure 1.1).

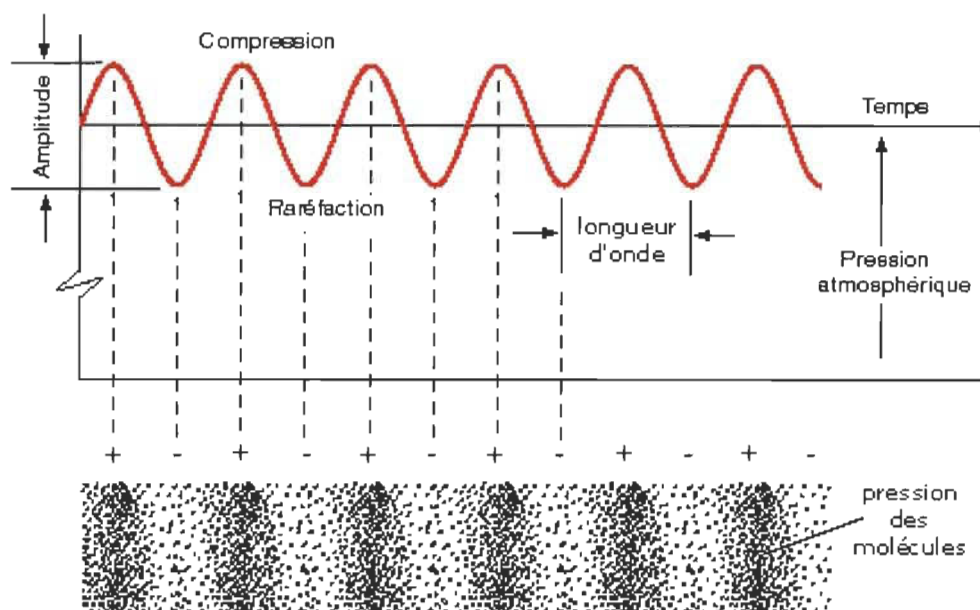


Figure 1.1 Représentation d'une onde sonore avec le mouvement particulier qu'elle provoque.

Source : <http://www.lafontaudio.com/criteres.htm> (consultée le 6 avril 2019).

1.3 Cadre conceptuel

1.3.1 La provenance du son dans l'environnement aquatique

En milieu naturel, on reconnaît deux principales catégories de sources sonores (Amoser et Ladich 2005; Tonolla *et al.* 2009; Slabbekoorn *et al.* 2010; Ladich 2013, 2014). La première repose sur les éléments abiotiques du milieu tels que le courant, les turbulences, les bulles, le déplacement des sédiments, la pluie, le vent, etc. La deuxième se réfère aux sons émis par les organismes du milieu; comme le mouvement de la faune aquatique, ou encore les signaux sonores des organismes pour communiquer. L'ensemble de ces sons forme ce que l'on appelle le son ambiant (Ladich 2013). L'intensité sonore pour une plage de fréquence en dessous de 1 kHz varie fortement entre les milieux. Il a été observé que pour des habitats calmes (lacs, étangs, etc.) le son ambiant est généralement en dessous de 100 dB, voire même 70 dB (Nystuen 1986; Amoser *et al.*

2004; Scholz et Ladich 2006; Wysocki *et al.* 2007; Amoser et Ladich 2010; Spears *et al.* 2011). En revanche, l'intensité moyenne varie autour de 100 dB à 155 dB pour les milieux bruyants (ruisseaux, torrents, fleuves) (Lugli et fine 2003; Amoser et Ladich 2005; Wysocki *et al.* 2007; Amoser et Ladich 2010; Tonola *et al.* 2011).

1.3.2 La propagation du son dans l'eau

Le son peut être transmis rapidement sur de longues distances et ainsi influencer les organismes vivants du milieu. C'est pourquoi le son ambiant représente une variable importante dans le monde aquatique (Holt et Johnston 2011; Purser et Radford 2011). En effet, l'onde acoustique émise dans l'eau ne se propage pas à la même vitesse que dans l'air. La vitesse d'une onde dépend principalement de la densité et de la constante d'élasticité du médium dans laquelle elle se propage (Wahlberg et Westerberg 2005; Bradbury et Vehrencamp 2011). Plus la densité est faible, plus la constante d'élasticité est élevée et plus le son se déplacera rapidement. Ainsi, nous pourrions penser que le son voyage beaucoup plus vite dans l'air (en raison de sa densité très faible) que dans l'eau. Comme l'eau a une constante d'élasticité élevée, le son s'y déplace à environ 1500 m/s, soit cinq fois plus rapidement que dans l'air (Roger et Cox 1988; Bradbury et Vehrencamp 2011). L'atténuation d'une onde sonore dans l'eau est aussi beaucoup plus faible que dans l'air (Bradbury et Vehrencamp 2011). Pour un milieu aquatique d'eau douce profond et sans obstacle, cette atténuation a été mesurée à environ 6 dB à chaque doublement de distance (Bradbury et Vehrencamp 2011). Cependant, les ondes ne se propagent pas toutes uniformément. Leur distance de propagation diffère en fonction de leur fréquence (Popper et Carlson 1998). Les basses fréquences ont la particularité de voyager sur de plus grandes distances que les hautes fréquences.

Les lois physiques de la propagation acoustique sous l'eau susmentionnées s'appliquent bien dans des milieux vastes et profonds. Toutefois, le son réagit différemment en eaux peu profondes, par exemple dans des ruisseaux ou des étangs. Sa propagation est tout d'abord dépendante de la profondeur de l'eau. Pour un substrat complètement rigide, une onde doit avoir, au maximum, une longueur équivalente à

environ quatre fois la profondeur de l'eau dans laquelle elle se trouve pour pouvoir se propager (Kinsler *et al.* 1982 in Forrest *et al.* 1993; Wahlberg et Westerberg 2005). Une onde très longue (comme les basses fréquences) ne se propage donc pas. On peut alors observer qu'en eau peu profonde, les ondes des hautes fréquences sont plus facilement propagées (Forrest *et al.* 1993; Amoser et Ladich 2010). La fréquence critique (f_c) de propagation dans un milieu peu profond correspond à la fréquence la plus basse en-deçà de laquelle le son ne se propage pas. Cette fréquence critique est donnée par l'équation suivante (Roger et Cox 1988) :

$$f_c = \frac{c_w / 4 h}{\sqrt{1 - c_w^2 / c_s^2}}$$

où c_w est la vitesse du son dans l'eau, c_s est la vitesse de propagation du son dans le sédiment et f_c est la fréquence en Hz.

Dans des milieux très bruyants (p. ex., des rapides), il a été observé que certains poissons tirent profit de la rapide diminution de l'intensité des basses fréquences pour communiquer, un concept nommé « *quiet window* » en anglais (Crawford *et al.* 1997; Lugli et Fine 2003, 2007; Spears 2011). L'équation présentée ci-dessus dépend également de la nature du substrat. Cette variable joue, elle aussi, un rôle important dans la propagation du son en milieu peu profond. Effectivement, lorsqu'une onde acoustique se propage, elle est continuellement réfléchi ou réfractée entre la surface, le fond et les différents obstacles. La réflexion d'une onde dépend de la différence de densité et de la vitesse du son entre deux médiums, aussi appelée l'impédance acoustique (Bradbury et Vehrencamp 2011). Plus l'impédance acoustique entre deux médiums est élevée, plus l'onde sonore aura tendance à être réfléchi. Lorsque l'impédance acoustique d'un substrat est proche de celle de l'eau, la conséquence est qu'il n'y aura pas de réflexion, mais de la réfraction. Une onde réfractée continue sa trajectoire dans le nouveau médium, mais avec une direction et une vitesse différente (Figure 1.2).

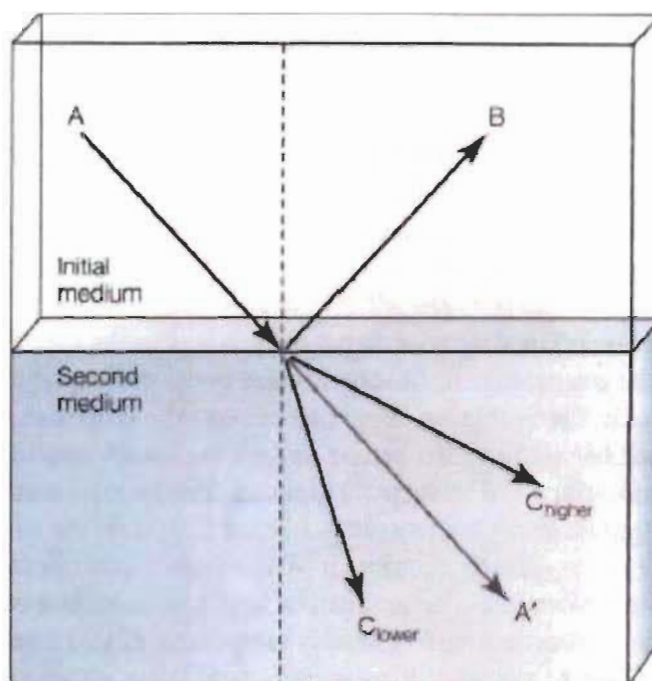


Figure 1.2 Représentation d'une onde sonore (A) passant d'un medium initial (en blanc) à un deuxième medium (en bleu).

Si l'impédance acoustique entre les deux mediums diffère, l'onde sonore sera réfléchi (B). Si au contraire l'impédance acoustique entre les deux médiums est similaire, l'onde sonore sera réfractée (C). L'angle à laquelle l'onde sonore sera réfracté dépend de la vitesse du son dans le nouveau medium. Si la vitesse du son est plus rapide dans le medium bleu, l'onde sonore aura tendance à s'éloigner du trait tillé perpendiculaire à la surface (C_{higher}). Au contraire, si la vitesse du son est moins élevée dans le medium bleu, l'onde sonore aura tendance à se rapprocher du trait tillé (C_{lower}). Tirée de Bradbury et Vehrencamp (2011).

Il existe un angle d'incidence au-delà duquel une onde acoustique qui change de medium sera réfléchi plutôt que réfractée (Rogers et Cox 1988). Pour des substrats argileux, l'angle critique est de 9 degrés, alors que pour du sable fin, il est de 28 degrés (Rogers et Cox 1988).

1.3.3 Variabilité acoustique spatiale et temporelle

L'acoustique en milieu aquatique peu profond peut présenter une grande hétérogénéité sur de courtes distances, tout dépendant de la position des sources de son, de la profondeur de l'eau et du type de substrat. Pour chaque cours d'eau, il existe une

sonorité unique, aussi appelée signature acoustique (Figure 1.3). La variabilité acoustique spatiale des cours d'eau est principalement associée aux turbulences, à l'agencement des différents faciès le long d'un cours d'eau et aux différences de vitesses de courant (Figure 1.4) (Tonolla *et al.* 2011).

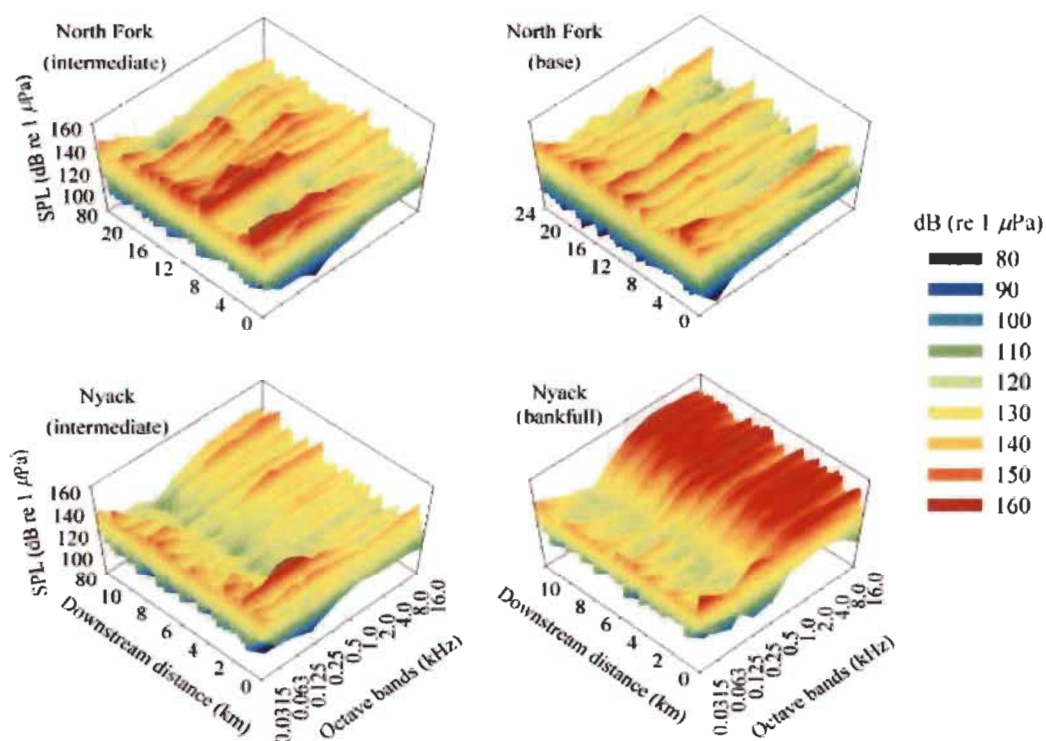


Figure 1.3 Représentation de la variabilité acoustique spatiale et temporelle sur un gradient longitudinal de deux cours d'eau en Europe.
Chaque cours d'eau à une signature acoustique unique. Tirée de Tonolla *et al.* 2011.

Alors que la signature acoustique dépend de l'hydrologie en rivières, en eaux stagnantes elle dépend plutôt des sources biotiques (Wysocki *et al.* 2007). Desjonquères *et al.* (2015) se sont intéressés à la signature acoustique de trois étangs (en milieu ouvert, semi-ouvert et forestier). Ils ont associé les signatures acoustiques de chaque étang aux communautés d'insectes aquatiques présentes. Ils ont observé que cette signature variait dans le temps en fonction de l'activité biologique diurne et nocturne.

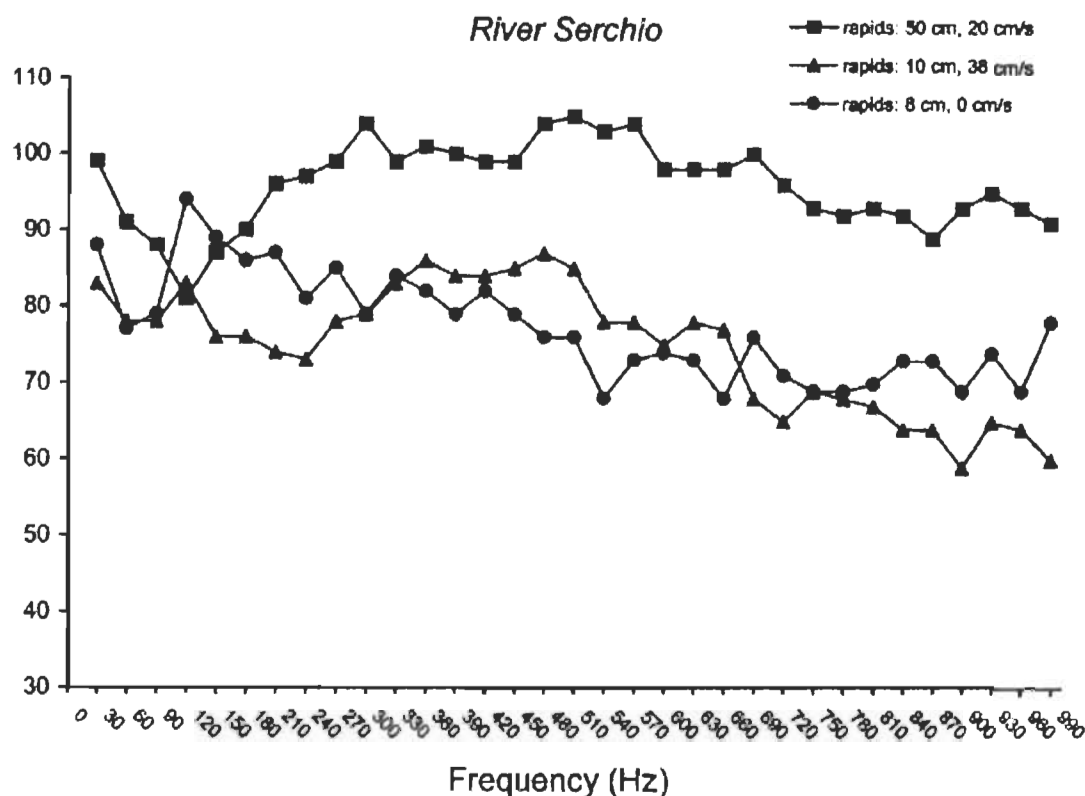


Figure 1.4 Spectrogram présentant le son ambiant de trois rapides d'un ruisseau avec des vitesses de courant et profondeurs d'eau différentes. Tirée de Lugli et Fine (2003).

Outre la variabilité acoustique spatiale entre les milieux, la temporalité assigne aussi des signatures acoustiques propres à chacun des habitats (Figure 1.3). Les rivières ont une signature plus homogène à travers le temps que celles des eaux stagnantes ou de ruisseaux (Amoser et Ladich 2010). Pour les ruisseaux, la variabilité temporelle des signatures acoustiques est attribuée aux grandes fluctuations de débit et de vitesse de courant. En ce qui concerne les milieux calmes, le son ambiant y est généralement bas et les événements météorologiques y ont donc plus d'influence que sur des milieux naturellement bruyants. Par exemple, de fortes pluies ont pour conséquence d'augmenter le son ambiant considérablement (entre 30-50 dB; Nystuen 1986) et plus particulièrement dans les hautes fréquences (Bom 1969; Nystuen 1986).

À travers les sections du cadre conceptuel, l'importance de l'environnement géophysique dans lequel voyage le son a été mise de l'avant. Le substrat, la profondeur de l'eau, la vitesse de courant et les turbulences sont les principaux facteurs influençant la signature acoustique d'un cours d'eau.

1.3.4 Le son perçu par les poissons

Qu'elles viennent de l'environnement, des organismes ou de l'homme, les sources sonores subaquatiques sont multiples et peuvent représenter une caractéristique prépondérante du milieu (Popper et Carlson 1998). Les poissons détiennent un appareil auditif qui leur permet de percevoir le son (Slabbekoorn *et al.* 2010). La détection du son est principalement perceptible par l'oreille interne. Elle permet de déceler des sons à fréquences diverses, allant de quelques centaines de hertz jusqu'à des centaines de kilohertz (Slabbekoorn *et al.* 2010). Bien que la ligne latérale serve avant tout à la détection des mouvements de masses d'eau via les mécanorécepteurs (neuromastes), elle détecte aussi les infrasons (Popper et Carlson 1998; Slabbekoorn *et al.* 2010). Les deux modes de détection n'agissent pas sur les mêmes distances : l'oreille interne détecte le son sur des distances plus importantes tandis que la ligne latérale ne détecte pas les vibrations à plus d'une ou deux longueurs de poisson.

1.3.5 Seuil d'audition

Chaque organisme doté d'une ouïe a un seuil d'audition déterminé par la capacité à entendre un son à une fréquence et une intensité donnée. Le seuil d'audition est représenté par un spectrogramme, généralement en forme de « U ». Chaque espèce possède un seuil d'audition qui lui est propre et son maximum de sensibilité se situe dans la cuvette du « U » (Figure 1.5).

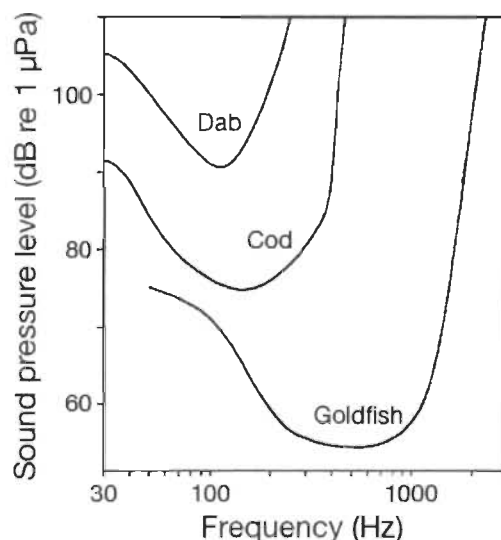


Figure 1.5 Exemple de seuils d'audition de trois espèces de poissons.

Les stimuli sonores en dessous de la courbe ne sont pas perceptibles par le poisson. Dab : la limande commune (*Limanda limanda*; Chapman et Sand 1974) n'a pas de vessie natatoire. Cod : la morue (*Gadus morhua*; Sand et Enger 1973; Sand et Karlsen 1986) a une vessie natatoire, mais sans appareil de Weber. Goldfish : le poisson rouge (*Carassius auratus*; Fay 1969) est doté de l'appareil de Weber. Tirée de Wahlberg et Westerberg (2005).

Chez la majorité des poissons, ce maximum est associé aux basses fréquences entre 100-1000 Hz (Fay 1988; Popper et Fay 1999). Toutefois, il existe quelques exceptions comme chez les clupéidés, qui sont capables d'entendre les ultrasons à plus de 100 kHz (Mann *et al.* 2001). Un seuil d'audition peut être déterminé en laboratoire par une méthode électrophysique appelée « potentiel d'audition évoqué » (ang. : auditory evoked potentials : AEP), ou par une approche « comportementale » s'appuyant sur les réactions du poisson exposé à des sons. La méthode comportementale mesure des intensités sonores plus faibles pour les basses fréquences (~10 dB) (Ladich et Fay 2013). L'audition des espèces mesurée par la méthode de l'AEP serait ainsi souvent sous-estimée (Ladich et Fay 2013).

La famille des salmonidés, dont l'omble de fontaine fait partie, possède une mauvaise ouïe avec des seuils d'audition proches de 100 dB et n'est dotée d'aucune spécialisation auditive (Figure 1.6). Un autre facteur possiblement associé à la mauvaise

audition des salmonidés réside dans leur environnement, puisqu'ils côtoient des milieux d'eaux vives au bruit ambiant fort, souvent au-dessus de 100 dB. Dans ce type d'habitat, une ouïe trop sensible serait inutile; hypothèse de la contrainte éco-acoustique (Ladich 2014).

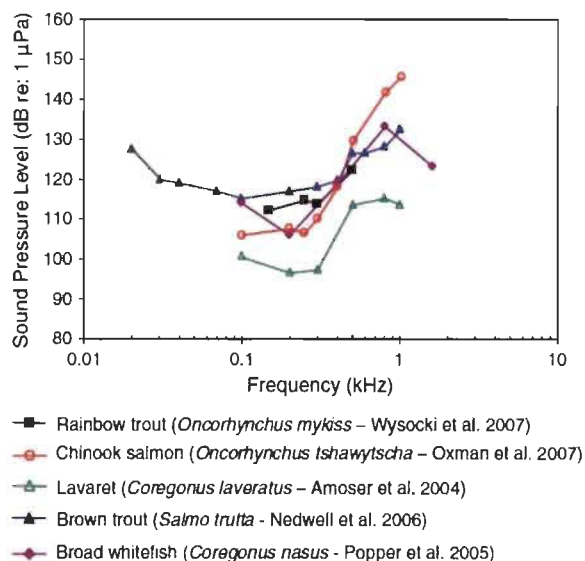


Figure 1.6 Seuil d'audition pour cinq espèces de poisson appartenant la famille des salmonidés.

Tirée de Ladich et Fay (2013).

1.3.6 L'information véhiculée par le son

Dans un environnement aquatique où la visibilité est mauvaise, d'autres sens comme l'odorat ou l'ouïe sont sollicités. Plusieurs informations sur l'environnement physique et sur les organismes vivants sont véhiculées par le son (Ladich 2013). Un stimulus sonore peut par exemple indiquer la présence de nourriture. Lorsque le fond d'un cours d'eau est brassé, il y a souvent de la nourriture disponible en suspension. Il a été montré que les cyprinidés étaient davantage attirés par ce type de bruit (brassage de roche) que par un bruit blanc de même intensité et puissance (Holt et Johnston 2011). Dans d'autres situations, il a été observé que l'environnement sonore est utilisé par les larves de poissons de récifs comme un outil d'orientation (Tolimieri *et al.* 2000, 2004; Leis *et al.* 2002; Radford *et al.* 2011). Les poissons de ces milieux habitent les récifs à l'âge adulte,

mais sont pélagiques au stade larvaire. L'environnement acoustique des récifs leur permet de s'orienter vers ces habitats une fois adultes. En plus d'utiliser l'environnement acoustique pour s'orienter, les larves des poissons de récifs sont aussi capables de différencier les types d'habitats. Ainsi, une équipe de chercheurs a établi trois sites d'étude dans une baie sablonneuse située loin des récifs (Radford *et al.* 2011). Le premier site émettait un enregistrement de sons liés aux récifs, le second émettait le son ambiant d'un lagon et le dernier était un site témoin sans son. Les résultats montrent que 43 % des larves (toutes espèces confondues) ont choisi le son du récif, contre 38 % pour le son du lagon et 19 % pour le silence. Le son peut également signaler la présence d'un danger (Canfield et Rose 1996; Mann *et al.* 1997; Wilson *et al.* 2008). Un poisson rouge (*Carassius auratus*) a été soumis à plusieurs traitements sonores ressemblant aux bruits que font les achigans à grande bouche (*Micropterus salmoides*, poisson prédateur). À chaque expérience, un comportement d'évitement ou de fuite du poisson rouge en direction opposée à la source sonore fut observé (Canfield et Rose 1996). Finalement, la communication entre les poissons via des vocalises de séduction ou agonistiques, apporte également des informations d'ordre social aux espèces (Crawford *et al.* 1997; Lugli et Fine 2003, 2007; Spears *et al.* 2011). Ces exemples illustrent l'influence du son sur le comportement et les activités des poissons. Qu'ils aient une bonne ou une mauvaise ouïe, l'information acoustique est importante pour les poissons (Ladich et Schulz-Mirbach 2016).

1.4 Adaptation entre environnement et appareils auditifs

Afin de vérifier une éventuelle relation entre l'acuité auditive des poissons et le type d'environnement qu'ils habitent, une analyse de 119 espèces a été réalisée ici à partir des audiogrammes rapportés dans l'article de Ladich et Fay (2013). Pour ce faire, l'audition de chaque espèce a été mise en relation avec des variables environnementales et des traits fonctionnels. L'acuité auditive des espèces a été extraite en évaluant le seuil d'audition minimum (dB) dans la plage de fréquence entre 200 et 700 Hz. L'ensemble des espèces étudiées ont un seuil d'audition minimum dans cette plage de fréquence. Une première

comparaison entre la présence d'appareil de Weber et l'acuité auditive de chaque espèce confirme un gain de sensibilité grâce à cette adaptation (Figure 1.7).

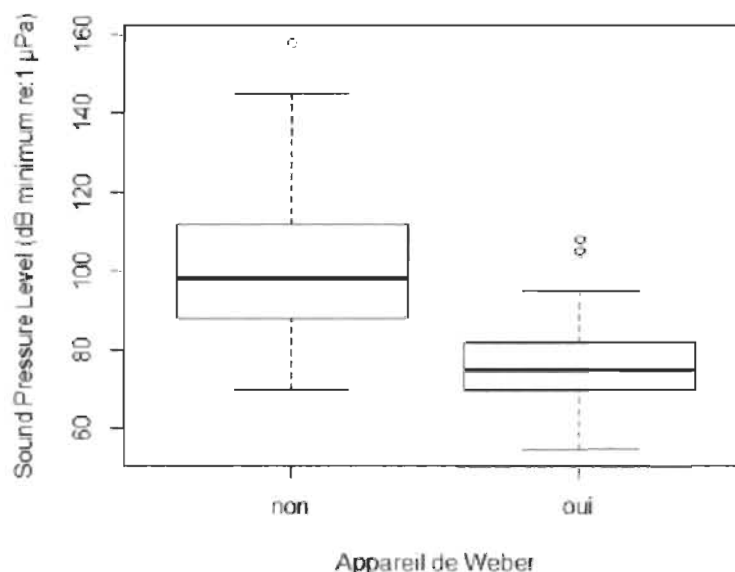


Figure 1.7 Représentation de la sensibilité auditive maximum de 119 espèces de poissons en prenant en compte la présence d'une adaptation auditive (appareil de Weber).

Source des données : Ladich et Fay (2013).

En examinant les différents types d'environnements où l'on retrouve les espèces, il semblerait que ces derniers aient une influence sur l'acuité auditive. Les espèces équipées d'un appareil de Weber sont davantage présentes en eau douce. (Figure 1.8A). En faisant le même exercice pour la présence ou l'absence de barbillons, là encore, un lien d'association est visible entre la présence d'un appareil de Weber et la présence de barbillons (Figure 1.8B). Des aspects plus spécifiques à l'habitat utilisé ont aussi été répertoriés afin de voir si cela pouvait influencer l'acuité auditive des espèces. Par exemple, l'habitat des espèces a été décrit d'après le type d'écoulement (lentique, lotique), le lieu d'alimentation dans la colonne d'eau (profondeur, pélagique, benthique, récifs coralliens), et la zone bioclimatique (tempéré, sous-tropical, tropical). Aucune relation à ces descripteurs de l'habitat n'a été trouvée. Par ailleurs, les constats présentés dans ce paragraphe ne peuvent pas être confirmés ni infirmés, car le choix des 119 espèces n'a pas été réalisé de manière aléatoire.

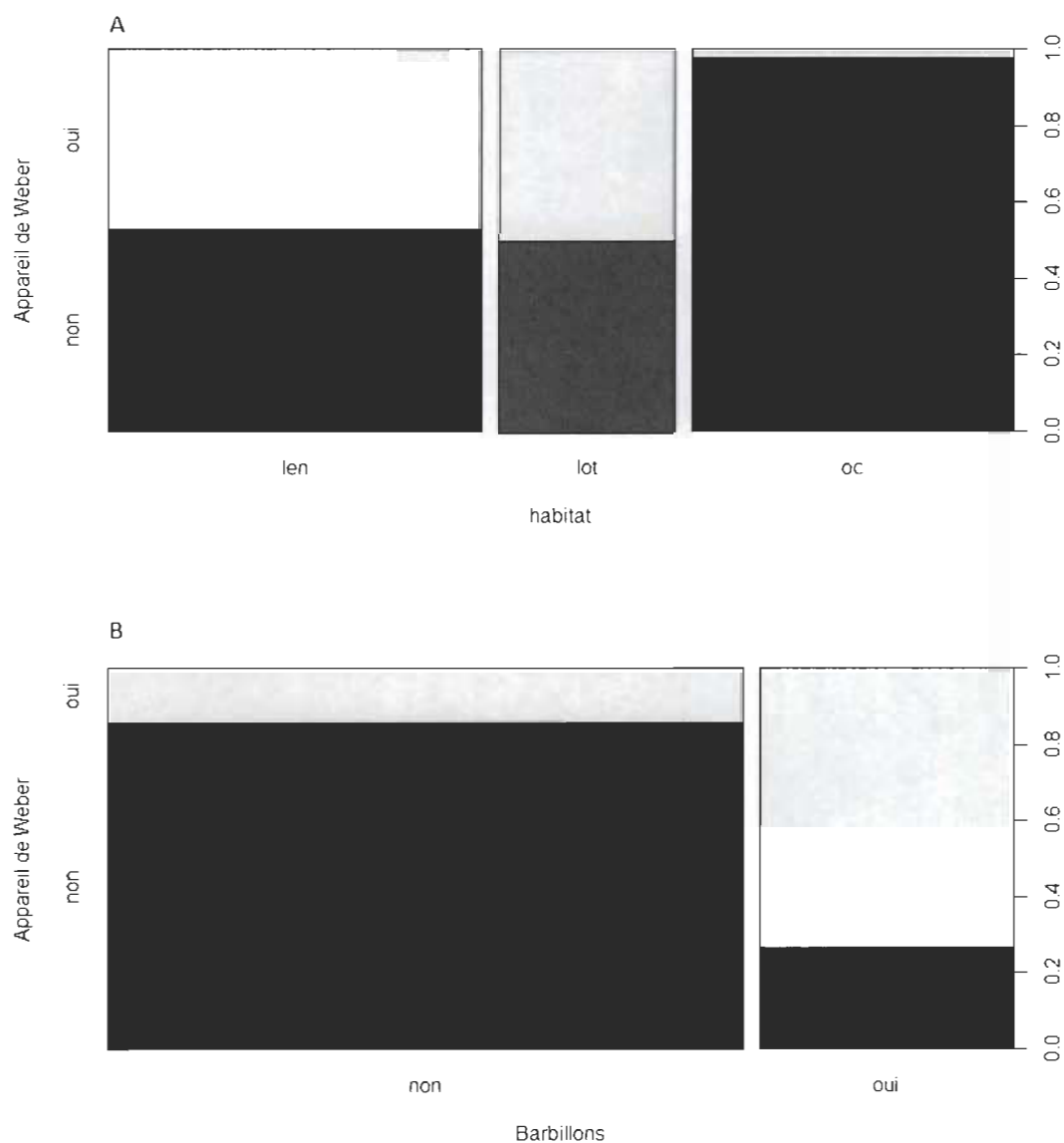


Figure 1.8 Répartition des espèces détenant un appareil de Weber en fonction de (A) l'habitat fréquenté et (B) la présence ou non de barbillons.
 Légende de l'axe des abscisses du graphique A : habitat lentique (len), habitat lotique (lot) et habitat océanique (oc). Source des données : Ladich et Fay 2013.

Lorsque l'on s'intéresse à l'évolution des téléostéens, on constate que la spécialisation auditive est apparue très tôt dans l'arbre phylogénétique. La première lignée qui présente des spécialisations sont les otocephales (« oto » signifiant oreille et « cephal » tête en grec) qui sont apparus il y a plus de 265 millions d'années (Nakatani

et al. 2011). Ce clade comprend les groupes des clupéiformes et des Ostariophysi. Le premier groupe est très largement représenté dans les eaux salées et est connu pour avoir une ouïe développée pour les hautes fréquences (Mann *et al.* 1997, 2001). Cela est possible grâce à une extension de la vessie natatoire jusqu'à l'oreille interne (Ladich et Schulz-Mirbach 2016). Le groupe des Ostariophysi est caractérisé par une adaptation encore plus évoluée. Il s'agit de l'appareil de Weber, apparu bien avant la radiation des espèces en eau douce (Nakatani *et al.* 2011). Aujourd'hui, il existe environ 30 000 espèces de poissons dans le monde et environ 42 % d'entre elles vivent en milieux d'eau douce (Nakatani *et al.* 2011). Sur ce pourcentage, plus des 2/3 appartiennent à l'un des cinq ordres rattachés aux Ostariophysi (Nakatani *et al.* 2011).

1.5 Objectifs et hypothèses

La présente étude vise dans un premier temps à évaluer le lien d'association entre l'environnement géophysique (ex., vitesse du courant, profondeur de l'eau et type de substrat) et l'environnement acoustique (c'est-à-dire, la signature spectrale) dans un cours d'eau présentant de fortes variations hydrologiques dans le temps et l'espace. Dans un deuxième temps, l'objectif est d'étudier la sélection des habitats acoustiques chez une espèce modèle, l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*).

Le type de substrat, la présence de turbulences et la profondeur de l'eau sont des facteurs qui affectent l'intensité et la propagation du son dans le milieu aquatique. Pour cette raison, un lien d'association fort est attendu entre les caractéristiques physiques et acoustiques de l'environnement. Par ailleurs, nous posons l'hypothèse que l'omble de fontaine en rivière sélectionne des habitats acoustiques proches de son seuil d'audition, autour de 100 dB, dans la plage de fréquence la plus sensible pour l'espèce 100-400 Hz (Ladich et Fay 2013). Un environnement « calme » (ex., < 90 dB) ne serait pas avantageux, car l'ouïe de l'omble de fontaine n'est pas suffisamment sensible pour y détecter les sons.

CHAPITRE II

THE RIVERSCAPE MEETS THE SOUNDSCAPE: ACOUSTIC HABITAT USE BY BROOK CHARR IN A SMALL STREAM

Article en attente de soumission à la revue *Freshwater Biology*.

Zaccaria Kacem*, Marco A. Rodriguez, Raphaël Proulx

Centre de recherche sur les interactions bassins versants - écosystèmes aquatiques (RIVE),
Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique
(GRIL) and Chaire de recherche du Canada en Intégrité Écologique, Département des
Sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351 boul. des
Forges, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7

*Corresponding author; email address: zaccaria.kacem@uqtr.ca.

2.1 Abstract

Stream habitats are characterised by hydromorphological descriptors such as substrate type, water depth and velocity, which are commonly used to describe fish habitat. So far, few studies have focused on underwater sounds as an important feature of habitat use by fish. In this study, we characterized stream habitats at high resolution to evaluate the relative importance of the underwater soundscape and other hydromorphological descriptors for understanding the distribution of brook charr densities. Our results showed the high acoustical heterogeneity of stream habitats (ranging from 40 dB up to 150 dB re 1 μ Pa), which was related to differences in water velocity and depth as expected from theory. Brook charr densities were nevertheless positively related to sound pressure levels (SPL), irrespective of water velocity and depth, but in interaction with habitat type. The positive relationship between brook charr densities and SPLs could be related to the high auditory threshold of salmonid fishes. Alternatively, brook charr may use the underwater soundscape to select favourable feeding habitats. Our findings show that underwater sounds integrate the many environmental dimensions of a stream and may be used as cues for habitat selection.

Keywords

auditory threshold, fish abundance, freshwater, hydrophone, pools, sound pressure level

2.2 Introduction

The diversity and intensity of underwater sounds has been increasing in freshwater ecosystems due to the development of man-made infrastructures (e.g., pile driving, cabling and piping) and increased traffic of motorized boats (Myrberg 1990; Andrew *et al.* 2002; Amoser *et al.* 2004; Wysocki *et al.* 2006; Holt and Johnston 2015). Under more natural conditions, underwater habitats that range from quiet shallow lakes to fast-flowing cascades also show a rich mosaic of sounds (Amoser and Ladich 2005; Wysocki *et al.* 2007). Lotic environments can be particularly noisy with underwater sound pressure levels reaching up to 155 dB (re. 1 μ Pa) (Lugli and Fine 2003; Amoser and

Ladich 2005, 2010; Wysocki *et al.* 2007; Tonolla *et al.* 2011). Even within a single river, sound spectra differ between habitat types and may vary in intensity and shape over just a few meters (e.g., Tonolla *et al.* 2010). Water depth, current and bottom substrate are hydromorphological factors known to influence the propagation of sound in shallow waters (Roger and Cox 1988; Lugli and Fine 2003; Tonolla *et al.* 2009; Bradbury and Vehrencamp 2011). Because of the heterogeneity of underwater sound sources and habitat structures, the soundscape of freshwater lotic systems is particularly patchy. This natural mosaic of underwater sounds, termed “acoustic daylight”, creates the background environment against which an acoustic receiver, such as an individual fish, can detect various structures (Buckingham 1999).

The notion that habitat structures should select for organisms with specific acoustic adaptations is termed the “acoustic adaptation hypothesis” (AAH) (Morton 1975; Marten and Marler 1977). Two syntheses of published experiments found support to the AAH in anurans and mammals, but the hypothesis remains contentious in birds (Boncoraglio and Saino 2007; Ey and Fischer 2009). In contrast, acoustic habitat selection in fish has been studied experimentally in a limited number of cases. Common sole (*Solea solea*) in outdoor experimental ponds sought quieter areas during rainstorm episodes (Lagardère and Begout 1994). Marine juvenile fish tested in laboratory and outdoor sound-addition experiments were found to be more attracted by reef habitat sounds than other types of sounds (Radford *et al.* 2011; Huijbers *et al.* 2012). Cyprinids were more attracted to rock-shuffling noise associated with food supply than to white noise playbacks (Holt and Johnston 2011). Indirect evidence of acoustic habitat selection also exists for yellow perch (*Perca flavescens*), which feed more actively on noisy than on quiet days under the ice sheet of a large fluvial lake (Roca *et al.* 2018). A first step towards testing the AAH in natural lotic systems is thus to demonstrate that fish select habitats using acoustic cues, irrespective of other confounding factors.

Although most freshwater fish species do not vocalise per se, 66% of these species bear specialized hearing adaptations (Nakatani *et al.* 2011). By the end of the Permian, the otophysic connection between the swim-bladder and internal ear evolved in a common

marine ancestor which radiated into thousands of modern freshwater fish species (Betancur-R *et al.* 2008). However, increased hearing sensitivity in fish may not always be beneficial, especially in noisy waters. For example, the Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), which ascends fast flowing rivers to spawn, has a lower hearing acuity (hearing threshold around 110 dB over 100-300 Hz frequency mode) than most cyprinid, catfish and perch species (Ladich and Fay 2013), which are found in more quiet waters. The patchy mosaic of underwater ambient sounds in rivers thus provides a unique setup for studying acoustic selection in fish adapted to such systems.

The objective of this study was to investigate fish habitat use along two main environmental dimensions of the lotic environment: hydromorphological and acoustical habitats. First, we evaluated the overlap between hydromorphological and acoustical habitat features at high spatial resolution within a stream. We then explored whether fish population density responded to variation in acoustical habitat features after accounting for hydromorphology. Our study considered resident brook charr (*Salvelinus fontinalis*) in a stream reach. Brook charr represents a suitable model species for our purposes because it is adapted to stream environments, is often found without competitor fish species, and has known preferences for specific hydromorphological habitats (Chapman and Bjornn 1969; Gibson 1973; Rodríguez 1995; Young 1996; Deschênes and Rodriguez 2007).

2.3 Methods

2.3.1 Study site

The study was conducted from 29 June to 17 September 2018 in Gregoire Stream, a second-order stream in southern Quebec, Canada (46°05'40"N, 71°25'58"W). The area has a rain-snow regime characterized by peak water flows in spring and low flows in summer. We delineated a reach of 1150 m in length characterized by a flat low-flow section at the upstream end (stream distance = 1150 m) and a series of waterfalls at the downstream end (stream distance = 0 m), near to the confluence of Gregoire Stream and

the Bagot River. The reach was crossed by a road which separated two zones differing in slope and riparian vegetation; a downstream zone having steeper slope and forest cover and an upstream zone having shallower slope and mostly shrub cover. We placed markers along the riverbank to divide the reach into 460 adjacent sections, each 2.5 m in length.

2.3.2 Hydromorphological measurements and habitat classification

Between 31 July and 14 August, we visited the reach on four occasions and measured the following hydromorphological habitat descriptors: water velocity (m s^{-1}), water depth and stream width (cm), and primary and secondary substrate dominance. On each occasion, we measured these variables in 50 2.5-m sections. The sections were randomly selected without replacement from a uniform distribution over the section identifiers. We also measured the same set of variables in sections where fish were caught (see Fish counts below). We measured water depth at the center of the section and stream width across the wet streambed. In each section, we measured mean water velocity (Global Water Flow Probe model FP111) by slowly moving the probe up and down the water column continuously for 40 seconds. We assessed the dominant and sub-dominant wet substrates using the Wentworth granulometric scale (Wentworth 1922). In addition to hydromorphological measurements, we categorized stream habitat units using the classification system of Bisson *et al.* (1982), distinguishing six habitat types: pool, glide, run, riffle, cascade, and waterfall base. We measured the length of each habitat unit along the reach to the nearest 0.5 m, yielding a measure of the length of each unit. Run and waterfall habitats were not included in analyses of fish density because very few samples were collected from these habitats (Table 1).

2.3.3 Fish counts

We conducted two electrofishing surveys: the first from 29 June to 14 July, and the second from 13 September to 17 September. We found one fish species (brook charr, *Salvelinus fontinalis*, Mitchill 1814) and one crayfish species (*Cambarus bartonii*, Fabricius 1798) in the study reach. Fish were caught by two operators using a backpack

electrofisher (Smith-Root 15-C) and dipnets, moving along an upstream trajectory. We recorded the number of fish caught and their position along the reach to the nearest 2.5 m. We held fish in an instream flow-through enclosure until they recovered. We considered only individuals above 65 mm total length, for which reliable estimates of density could be obtained by electrofishing.

2.3.4 Underwater sound recording

We recorded underwater sounds along the stream reach using a H1 hydrophone powered by a PA4 amplifier (Aquarian Scientific, Anacortes, USA) and connected to a digital recorder (H2n Recorder, Zoom, Tokyo, Japan). We recorded a total of 593 10-second audio clips (16-bit WAV format at a sampling rate of 44.1 kHz) at a depth of 5 cm below the water surface. We listened to each audio clip with earphones to ensure that the hydrophone was not rubbing on hard surfaces while recording. The recording system has a maximum input of 10 V (rms) and a rated sensitivity of -190 dB re 1 V/ μ Pa over the flat frequency-response range 10-3,000 Hz. We used the above specifications to obtain referenced sound pressure level (SPL) (dB re 1 μ Pa) with the PAMGuide functions (Merchant *et al.* 2015). For each audio clip, we calculated the frequency spectrum averaged through time to obtain referenced SPL values in 1-Hz frequency bands over the 0.1-10 KHz range. This procedure yielded a total of 22049 dB values per audio clip.

We recorded one 10-second underwater audio clip in each 2.5-m stream section immediately after we had collected hydromorphological measurements (water velocity, water depth, stream width, substrate type). We ensured by this procedure a close correspondence between the acoustical and the hydromorphological variables in time and space. As we could not record sounds while conducting the fishing surveys, we did a complete acoustic mapping of the reach on 20-21 July, at a spatial resolution of 2.5-m sections that matched fish density observations.

2.3.5 Data analysis

We evaluated the degree of association between the stream hydromorphological variables (water velocity, water depth, stream width, substrate type) and underwater acoustic variables (SPL values across frequency modes) in a total of 593 2.5-m sections. The acoustic profile of a 10-second audio clip comprises a discrete series SPL frequency values. However, these values are not independent, and therefore to compare the acoustic profiles of different sections along the stream reach it is convenient to interpret the profiles as a smooth functions of SPL values across frequencies. Functional Data Analysis (FDA) is especially useful to deal with such functions (Ramsay and Silverman 2005; Ilian *et al.* 2009; Embling *et al.* 2012). We fitted smooth functions (cubic b-splines) to the acoustic profiles using the FDA package (Ramsay *et al.* 2017) in the R statistical environment (R Development Core Team 2018). We used a roughness penalty approach based on a generalized cross-validation measure (GCV) to determine the degree of smoothing (Ramsay *et al.* 2009). We then performed a functional principal component analysis (FPCA) to explore the variation among acoustic profiles. The first few principal components of a FPCA provide a compact representation of the variation in acoustic profiles across a set of samples, thereby facilitating interpretation (Ramsay and Silverman 2005). We used redundancy analysis (RDA; Wollenberg 1977) to examine the relationship between the hydromorphological variables and the first two principal components of the FPCA.

To evaluate the role of sounds in habitat use by brook charr, we interpolated both the SPL values and the hydromorphological measurement at a common spatial resolution (0.5 m). We performed the interpolation by means of generalized additive models (GAM) using thin-plate spline functions. We then obtained broadband (100-300 Hz) SPL values (SPL_{broad}), because salmonids are most sensitive to sounds within this band (Ladich and Fay 2013). We fitted the GAM models using the mgcv package (Wood *et al.* 2016) in R.

In each of the 185 habitats unit along the stream reach, we averaged the interpolated values for water velocity, water depth, and SPL_{broad} . We then summed the number of brook

charr individuals detected in each habitat unit, for each of the two fishing survey. To examine the effect of the SPL_{broad} on fish density, we fitted a series of negative-binomial regression models with fish counts as the dependent variable and different combinations of hydromorphological variables, habitat types, and SPL_{broad} as covariates. All models included the length of habitat units as an offset term to focus on linear density rather than absolute counts. The baseline model included the stream distance (i.e., the meter mark of the habitat unit along the watercourse), as well as an indicator variable for the electrofishing survey (1st or 2nd), to account for longitudinal or temporal trends in fish densities. Habitat type (cascade, riffle, pool and glide), SPL_{broad} , and their interaction were successively added to the baseline model. For comparison purposes, hydromorphological variables (water velocity and depth) and SPL_{broad} were also successively added to the baseline model. We compared all models with the Akaike Information Criterion (AIC). Model fits were performed using the `glm.nb` function of the MASS package (Venables and Ripley 2002) in R.

2.4 Results

2.4.1 Acoustic profile of habitats

Six habitat types were observed in the study reach (Table 1). Fast flow habitats (cascades and falls) were associated with steeper elevation gradients, whereas slow flow habitats (pools and glides) were associated with the flatter sections of the stream. The riverbed comprised mostly coarse substrates of varying size (bedrock, large and small boulders, cobbles). Substantial spatial heterogeneity in the physical structure was apparent both within and among habitats (Figure 1; Table 1). Ambient noise across the stream reach showed a general increase of SPL when going downstream but with considerable local variation (Figure 1). The first two principal components from the FPCA accounted for 94% of the variation in acoustic profiles. Habitats were discriminated to varying degrees along the first FPCA axis (Figure 2). The second FPCA axis helped to discriminate pools from riffles.

2.4.2 Link between hydromorphological and acoustic variables

A redundancy analysis (RDA) relating the acoustic profiles derived from the FDA (FPC 1 and FPC 2) to the hydromorphological variables (Figure 3) showed that the first component was most strongly related to water velocity, whereas the second component was associated with water depth. Site scores derived from the FPCA were used to compare the acoustic profiles of extreme sites (± 2 SD away from the mean) to the mean acoustic profile (Ramsay *et al.* 2009). Sites with high scores along FPC1 had greater SPLs than sites with low scores, with differences in SPLs distributed more or less uniformly across the acoustic profile (Figure 4). Sites with high score values along FPC2 had greater SPL than sites with low scores for frequencies greater than approximately 2 kHz, but this pattern was reversed for frequencies below 2 kHz (Figure 4B). Water velocity was positively correlated with FPC1 (Figure 3), and thus high FPC1 scores (red curve; Figure 4A) corresponded to high water velocity values. Water depth was negatively correlated with the FPC2 (Figure 3) and thus low FPC2 scores (blue curve; Figure 4B) corresponded to greater water depth. Shallow and deep water sites on FPC2 presented similar acoustic profiles below 400 Hz and above 2 kHz, but converged in the interval. As a result, the acoustic profiles for shallow and deep water sites cross around 2 kHz.

2.4.3 Habitat use by brook charr

Although more brook charr were captured in the first survey (318 individuals) than in the second survey (210 individuals), the spatial distribution of counts was similar in the two sampling sessions.

The best-performing model of fish density included habitat type, SPL_{broad} , and their interaction as covariates (M3; Table 2). This model was retained because coefficient estimates for the interaction between habitat type and SPL_{broad} were interpretable from an ecological standpoint (Table 3). In particular, brook charr density was greatest in pools relative to other habitat types, whereas fish density increased with increasing SPL_{broad} in both riffles and pools, but not in glides and cascades (Figure 5).

2.5 Discussion

Use of hydromorphological variables to assess habitat quality in lotic systems has long tradition in fish ecology (Fausch *et al.* 1988). Our results show that the spatial and temporal distribution of acoustic habitats in a small stream is influenced by water velocity, water depth, and habitat type (e.g., pool, riffle, glide, cascade). Nevertheless, brook charr densities in pools and riffles increased with increasing SPL values within their best hearing frequency range (100-300 Hz) after controlling for the spatial and temporal structure of data. We did not observe comparable density responses in other habitat types. These findings suggest that brook charr may select habitats using acoustic cues, although the causal mechanisms behind the relationship remain so far untested.

2.5.1 Stream ambient noise

The underwater acoustic profile of shallow lotic systems is affected by both sound sources and sound propagation. The effect of water velocity and depth on sound sources can be conceptualized using the Froude number, which is a dimensionless ratio of gravitational over inertial forces (Tonolla *et al.* 2009). The Froude number increases in proportion to water velocity and the reciprocal of the square-root of water depth ($1/\text{depth}^{0.5}$), ranging from deep slow flow (Froude $\ll 1$) to fast shallow water flow (Froude > 1). Water velocity and depth, as well as substrate roughness, correlate strongly to underwater SPL values in both experimental and natural rivers (Tonolla *et al.* 2009; 2010). Other studies showed that underwater SPLs in lotic systems vary substantially as the hydrological regime changes in time and space (Lugli and Fine 2003; Amoser and Ladich 2010). Results reported here at a finer spatial and temporal resolution are in agreement with theoretical predictions and previous empirical observations. The first two axes of the RDA were strongly correlated to water velocity and depth, respectively, and together explained 21% of the variation in acoustic profiles in our stream reach. The broadband SPL of adjacent glide and cascade habitats differed on average by over 20 dB, whereas sounds recorded within the same riffle unit at different times could vary from 60 to 90 dB (Figure 1). Moreover, water velocity alone explained a large proportion of the variation in the SPL of acoustic profiles, irrespective of the frequency mode.

Water depth and substrate type also affect the propagation of underwater sounds across frequency modes. Sounds in shallow waters do not propagate well under the cutoff frequency determined by both depth and substrate type (Rodger and Cox 1988). For instance, a stream section of 1 m depth flowing over the bedrock (using a sound speed of 4266 m/s; Yasar and Erdogan 2004) has a predicted cutoff frequency of 400 Hz. This phenomenon increases the patchiness of acoustic habitats in shallow lotic systems because sounds under the cutoff frequency do not propagate over large distances (Forrest *et al.* 1993). In the present study, the acoustic profiles of shallow and deep water sites diverged at low frequencies, indicating that sounds below 2 kHz attenuate more rapidly in shallow sites. The acoustic profile of shallow and deep water sites showed similar trends below 300-400 Hz, suggesting that the method could be used to identify the cutoff frequency and estimate the acoustic impedance of the substrate in a stream reach. However, the development of this method will require specifically designed experiments.

2.5.2 Influence of ambient noise on brook charr populations

Our statistical models of habitat use showed that habitat type was a better predictor of brook charr density than water velocity and depth. Inclusion of the latter variables barely improved over the baseline model, whereas the best model included habitat type, SPL_{broad} and their interaction (Table 2). These results were somewhat expected since brook charrs are known to have specific habitat preferences (Bjornn and Reiser 1991; Rodriguez 1995; Deschênes and Rodriguez 2007), which may be better represented by categories rather than instantaneous measurements of hydromorphological variables such as water velocity and depth. In the present study, brook charr densities were higher in pools than in the other habitats, as has been found in many previous studies (summarized in Bélanger and Rodríguez 2002).

Brook charr densities increased with increasing SPL in pools and riffles, but not in other habitat types. Brook charr in pools showed a three-fold increase in density over the range of SPL values. Several mechanisms could explain this result. First, SPLs may be confounded with other potential predictors of habitat quality such as food availability.

In streams, carnivorous fish such as brook charr feed from the benthos or the drift (Chapman 1966; Fausch 1984). Thus, pools with elevated SPL values could be indicative of a water inflow associated with food supply by drift (Müller 1953; Nilsson 1957; Chapman 1966). Salmonids also tend to seek profitable feeding positions in fast flowing waters, a strategy that optimizes the ratio of energy gain over food acquisition costs (Chapman 1966; Metcalfe *et al.* 1997). Hence, fish selecting habitats close to a high water velocity inflow (i.e., noisier pools) could maximise their net energy gain by adopting a sit-and-wait strategy (reviewed in Chapman 1966). It remains to be tested whether brook charr select favourable habitats using acoustic cues, or if food supply is the proximate driver behind the relationship.

Another explanation to the observed relationship between SPL values and brook charr densities relates to the “eco-acoustic constraint hypothesis”, which states that animals are acoustically adapted to natural sounds in their environment (Ladich 2014). This hypothesis predicts that animals in generally quiet environments should have a better hearing acuity than those in noisy environments. Furthermore, the hypothesis proposes that animals could benefit from settling in acoustic environments that are near their hearing threshold. The rationale behind this proposal is that no acoustic information is detected if sounds are consistently below the hearing threshold of the receiver, whereas incomplete information is decoded if sounds are masked by the background noise. To our knowledge the hearing acuity of brook charr has not been measured yet, but the hearing threshold of other salmonid species is approximately 110 dB in the frequency range 100-300 Hz (Ladich and Fay 2013). In this context, the observed positive relationship between SPL values (100-300 Hz) and brook charr densities in pool and riffle habitats is compatible with the eco-acoustic hypothesis. Indeed, fish densities in these two habitats were highest at SPL values above 100 dB.

Fish in a shallow lotic system, such as the Grégoire Stream, experience rapid variations in the broadband SPL and the shape of the acoustic profile. Such acoustic variations in the soundscape bear information on water velocity and depth, but also on distant sound sources associated with water inflow. They could be used by brook charr as

proxy for selecting suitable foraging habitats, or as navigating cues. An alternative hypothesis is that brook charr in lotic systems select acoustic habitats that are neither loud nor silent, but within their hearing range. This hypothesis implies that lake-dwelling fish would present a higher hearing acuity (lower threshold) than river dwelling individuals of the same species. We are not aware of any studies that compared the hearing acuity of natural populations in different acoustic environment.

The significance of hearing to freshwater fish is still unclear because we do not know what component of their fitness relates to their ability at discriminating sounds. We do know that fish have evolved a rich diversity of acoustic adaptations (Popper and Coombs 1982; Ladich and Schulz-Mirbach 2016), and yet few studies have investigated acoustic habitat selection in fish populations. In sharp contrast, the number of papers studying the effect of anthropogenic noise on fish is on a steep increasing trend (Radford *et al.* 2014; Kunc *et al.* 2014; 2016; Hawkins and Popper 2017). Researchers arguably feel concerned by anthropogenic noise but have little knowledge of how fish experience and use the underwater soundscape. A research agenda on acoustic habitat selection by fish was advocated by Fay (2009), but still lags behind in the fields of eco-acoustics and soundscape ecology. Our work reveals the patchiness of the underwater soundscape in a small stream and how it may influence fish densities. Generalization of our results suggest that climate change (e.g., altered precipitation and flow regimes,) and the presence of flow control structures (e.g., channel dredging, linearization, damming) have the potential to impact fish distribution in lotic systems.

2.6 Acknowledgements

We thank Claudie Lachance and Léonie Carignan-Guillemette for their assistance in the field. We are indebted to Irene T. Roca for her contribution to the methodological framework and help with the PAMguide. This research was supported by Discovery grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) (R. Proulx and M.A. Rodriguez) and the Canada Research Chair Program (R. Proulx). Z. Kacem was supported by a fellowship from the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie (GRIL).

2.7 References

- Andrew R. K., Howe B. M., Mercer J. A. and Dzieciuch M. A. (2002) Ocean ambient sound: Comparing the 1960s with the 1990s for a receiver off the California coast. *J. Acoust. Soc. Am.*, 3: 65-70.
- Amoser, S., Wysocki, L. E. and Ladich, F. (2004) Noise emission during the first powerboat race in an Alpine lake and potential impact on fish communities. *J. Acoust. Soc. Am.*, 116: 3789-3797.
- Amoser S., Ladich F. (2005) Are hearing sensitivities of freshwater fish adapted to the ambient noise in their habitats? *J. Exp. Biol.*, 208: 3533-3542.
- Amoser S., Ladich F. (2010) Year-round variability of ambient noise in temperate freshwater habitats and its implications for fishes. *Aquat. Sci.*, 72: 371-378.
- Bélanger, G. and M.A. Rodríguez. (2002) Local movement as a measure of habitat quality in stream salmonids. *Environ. Biol. Fish.*, 64: 155-164.
- Betancur-R. R., Broughton R. E., Wiley E. O., Carpenter K., López J. A., Li C., Holcroft N. I., Arcila D., Sanciangco M., Cureton II J. C., Zhang F., Buser T., Campbell M. A., Ballesteros J. A., Roa-Varon A., Willis S., Borden W. C., Rowley T., Reneau P. C., Hough D. J., Lu G., Grande T., Arratia G., Ortí G. (2013) The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Curr.*, 5.
- Bjornn T. C. and Reiser D. W. (1991) Habitat requirements of salmonids in streams. *Am. Fish. S. Spec. Pub.*, 19: 83-138.
- Boncoraglio G. and Saino N. (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Funct. Ecol.*, 21: 134-142.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S. (2011) *Principles of Animal Communication* Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Bisson, P. A., Nielsen, J. A., Palmason, R. A., and Grove, L. E. (1982) A system of naming habitat types in small streams with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow, in Armatrout, N. A. (Ed.), *Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*, *Am. Fish. S.*, Western Division, Symposium Proceedings, Portland, Oregon, 62-73.

- Buckingham M. J. (1999) Acoustic daylight imaging in the ocean. In: Jahne B, Haussecker H, Geissler P (Eds.) *Handbook of Computer Vision and Applications – Volume 1: Sensors and Imaging*. Academic Press, San Diego, pp. 415-24.
- Chapman D. W. (1966) Food and space as regulators of salmonid populations in streams. *Am. Nat.*, 100: 345-357.
- Chapman D. W. and Bjornn T. C (1969) Distribution of salmonids in streams, with special reference to food and feeding. pp. 153-176 in: *Symposium on Salmon and Trout in Streams*, T.G. Northcote (ed.), University of British Columbia.
- Deschênes J. and Rodriguez M. A. (2007) Hierarchical analysis of relationships between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) density and stream habitat features. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64: 777-785.
- Embling C. B., Illian J., Armstrong E., Kooij J., Sharples J., Camphuysen K. C. J. and Scott B. E. (2012) Investigating fine-scale spatio-temporal predator–prey patterns in dynamic marine ecosystems: a functional data analysis approach. *J. Appl. Ecol.*, 49: 481-492.
- Ey E. and Fischer J. (2009) The "Acoustic Adaptation Hypothesis" - a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, 19: 21-48.
- Fausch. K. D. (1984). Profitable stream position for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.*, 62: 441-45.
- Fausch, Kurt D.; Hawkes, Clifford L.; Parsons, Mit G. 1988. Models that Predict Standing Crop of Stream Fish from Habitat Variables: 1950-85. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-213. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 52 pp.
- Fausch, K. D. and Northcote T. G. (1992). Large woody debris and salmonid habitat in a small coastal British Columbia stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 682-493.
- Fay R. (2009) Soundscapes and the sense of hearing of fishes. *Integr. Zool.*, 4: 26-32.
- Forrest T. G., Miller G. L., Zagar J. R. (1993) Sound propagation in shallow water: implications for acoustic communication by aquatic animals. *Bioacoustics*, 4: 259-270.
- Gibson, R. J. (1973) Interactions of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill)', In: *Atlantic Salmon Found. Spec. Publ. Ser.*, 4: 181-202.

- Hawkins, A. D., and Popper, A. N. (2017) A sound approach to assessing the impact of underwater noise on marine fishes and invertebrates. *ICES J. Mar. Sci.*, 74: 635-651.
- Hicks B. J., Hall J. D., Bisson P. A. and Sedell J. R. (1991) Responses of Salmonids to Habitat Changes. In W.R. Meehan (Ed.): Influences of Forest and Rangeland Management on Salmonid Fishes and Their Habitats. *Am. Fish. S. Spec. Pub.*, 19: 483-518.
- Holt D. E. and Johnston C. E. (2011) Can you hear the dinner bell? Response of cyprinid fishes to environmental acoustic cues. *Anim. Behav.*, 82: 529-534.
- Holt D. E. and Johnston C. E. (2015) Traffic noise masks acoustic signals of freshwater stream. *Biol. Conserv.*, 187: 27-33.
- Huijbers C. M., Nagelkerken I., Lössbroek P. A. C., Schulten I. E., Siegenthaler A., Holderied M. W. and Simpson S. T. (2012) Fish select novel habitats by responding to multiple cues, *Ecology*, 93: 46-55.
- Illian J. B., Prosser J. I., Baker K. L. and Rangel-Castro J. I. (2009) Functional principal component data analysis: a new method for analysing microbial community fingerprints. *J. Microbiol. Meth.*, 79:89-95.
- Kunc H. P., Lyons G. N., Sigwart J. D., McLaughlin K. E. and Houghton J. D. R. (2014) Anthropogenic noise affects behavior across sensory modalities, *Am. Nat.*, 184: 93-100.
- Kunc H. P., McLaughlin K. E., Schmidt R. (2016) Aquatic noise pollution: implications for individuals, populations, and ecosystems. *Proc. R. Soc. B.*, 283: 1-8.
- Ladich F. et Fay R. R. (2013) Auditory evoked potential audiometry in fish. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 23: 317-364.
- Ladich F. (2014) Fish Bioacoustics. *Curr. Opi. in Neurobiol.*, 28: 121-127.
- Ladich F., et Schulz-Mirbach T. (2016) Diversity in fish auditory systems: one of the riddles of sensory biology. *Front. Ecol. Evol.*, 4: 1-26.
- Lagardère J. P., Bégout M. L., Lafaye J. Y., Villotte J. P. (1994) Influence of wind-produced noise on orientation in the flatfish *Solea solea* (L.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1258-1264.

- Lugli M., Fine M. (2003) Acoustic communication in two freshwater gobies: ambient noise and short-range propagation in shallow streams. *J. Acoust. Soc. Am.*, 114: 512-521.
- Marten K. and Marler P. (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization temperate habitats. *Behav. Eco. Sociobiol.*, 2: 271-290.
- Metcalf N. B., Valdimarsson S. K. and Fraser N. H. C. (1997) Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile Salmon prefer slower currents on darker nights. *J. Anim. Ecol.*, 66: 866-875.
- Merchant N. D., Fristrup K. M., Johnson M. P., Tyack P. L., Witt M. J., Blondel P., Parks S. E. (2015). Measuring acoustic habitats. *Methods Ecol. Evol.*, 6: 257-265.
- Morton E. S. (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.*, 109: 17-34.
- Müller K. (1953) Investigations on the organic drift in north swedish streams. *Rep. Inst. Water Res. Drottning*, 35: 133-183.
- Myrberg A. A. (1990) The effects of man-made noise on the behavior of marine animals. *Environ. Int.*, 16: 575-586.
- Nakatani M., Miya M., Mabuchi K., Saitoh K., Nishida M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeon origin and Mesozoic radiation. *BMC Evol. Biol.*, 11: 177.
- Nilsson N-A. (1957) On the feeding habits of trout in a stream of northern Sweden. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm.*, 38: 154-166.
- Popper A. N. and Coombs S. (1982) The morphology and evolution of the ear in actinopterygian fishes. *Am. Zool.*, 22: 311-328.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rabeni C. F. and Minshall G. W. (1977) Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos*, 29: 33-43.
- Radford A. N., Kerridge E. and Simpson S. T. (2014) Acoustic communication in a noisy world: can fish compete with anthropogenic noise? *Behav. Ecol.*, 25: 1022-1030.

- Ramsay J.O. and Silverman B.W. (2005) *Functional Data Analysis*, 2nd edition. Springer, Berlin.
- Ramsay J.O., Hooker G. and Graves S. (2009) *Functional Data Analysis with R and Matlab*. Springer, New York.
- Ramsay J. O., Wickham H., Graves S. and Hooker G. (2017). fda: Functional Data Analysis. R package version 2.4.7. <https://CRAN.R-project.org/package=fda>.
- Roca I. T., Magnan P. and Proulx R. (2018) Use of acoustic refuges by freshwater fish: theoretical framework and empirical data in a three-species trophic system. *Freshwater. Biol.*, 1-10.
- Rodríguez M. A. (1995). Habitat specific estimates of competition in stream salmonids: a field test of the isodar model of habitat selection. *Evol. Ecol.*, 9: 169-184.
- Rogers P. H., Cox H. (1988) Underwater sound as a biological stimulus. In: Atema J., Fay R. R., Popper A. N., Tavolga W. N. (Eds.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*, Springer, New York, 131-149.
- Radford C. A., Stanley J. A., Simpson S.D., Jeffs A. G. (2011) Juvenile coral reef fish use sound to locate habitats. *Coral Reefs*, 30: 295-305.
- Tonolla D., Lorang M. S., Heutschi K., Tockner K. (2009) A flume experiment to examine underwater sound generation by flowing water. *Aquat. Sci.*, 71: 449-462.
- Tonolla D., Acuña V., Lorang M. S., Heutschi K. and Tockner K. (2010). A field-based investigation to examine underwater soundscapes of five common river habitats. *Hydrol. Process.*, 24: 3146-3156.
- Tonolla D., Lorang M. S., Heutschi K., Gotschalk C. C., Tockner K. (2011) Characterization of spatial heterogeneity in underwater soundscapes at the river segment scale. *Limnol. Oceanogr.*, 56: 2319- 2333.
- Venables W. N. and Ripley, B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York, ISBN 0-387-95457-0.
- Wentworth C.K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediment. *J. Geol.*, 30: 377-392.
- Wood S. N., Pya N. and Saefken B. (2016) Smoothing parameter and model selection for general smooth models (with discussion). *J. Amer. Stat. Assoc.*, 111: 1548-1575.

- Wollenberg A. L. (1977) Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, 42: 207-219.
- Wysocki L. E., Dittami J. P., Ladich F. (2006) Ship noise and cortisol secretion in European freshwater fishes. *Biol. Conserv.*, 128: 501-508.
- Wysocki L. E., Amoser S., Ladich F. (2007) Diversity in ambient noise in European freshwater habitats: noise levels, spectral profiles, and impact on fishes. *J. Acoust. Soc. Am.*, 121: 2559-2566.
- Yasar E., Erdogan Y. (2004) Correlating sound velocity with density, compressive strength and Young's modulus of carbonate rocks. *Int. J. Rock Mech. Min.*, 41: 871-875.
- Young M. K. (1966) Summer movements and habitat use by Colorado River cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) in small, montane streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 1403-1408.

2.8 Tables

Table 1. Hydromorphology of different habitat types in Gregoire Stream. Median values and percentiles (5 - 95%) are reported for water depth, water velocity, and stream width. The percent prevalence of primary and secondary substrates is reported for each habitat type.

Habitat type (% of total)	Water depth (cm)	Water velocity (cm/s)	Stream width (cm)	Primary substrate (%)	Secondary substrate (%)
Pool (14)	42 (22-100)	0.0 (0.0-24)	420 (225-810)	Bed rock (39)	Small boulder (20)
Glide (30)	19 (8.0-37)	0.0 (0.0-9.3)	260 (150-540)	Small boulder (30)	Large cobble (27)
Run (2)	23 (19-33)	18 (1.5-29)	240 (155-510)	Large cobble (45)	Small cobble (36)
Riffle (40)	15 (7.0-29)	15 (0.0-43)	250 (110-515)	Small boulder (41)	Large cobble (35)
Cascade (13)	13 (6.0-30)	12 (0.0-37)	300 (110-530)	Small boulder (62)	Large cobble (42)
Waterfall base (1)	52 (12-68)	7.5 (0.9-33)	300 (095-480)	Bed rock (75)	Large boulder (25)

Table 2. Comparison of negative binomial regression models for fish density based on their AIC scores. The baseline model (M0) included the position of habitat units along the watercourse (stream distance; m), the fishing survey (1st or 2nd session) and an offset accounting for differences in the length of habitat units (unit length). Habitat type (cascade, glide, riffle, pool), broadband underwater sound pressure level (SPL_{broad}; dB), and their interaction were successively added to the baseline model. For comparison purposes, hydromorphological variables (water velocity and depth) and SPL_{broad} were also successively added to the baseline model (M4 and M5).

Models	Covariates	AIC	ΔAIC
M0	Stream distance + fishing survey + offset (unit length)	1119.9	34.8
M1	Stream distance + fishing survey + offset (unit length) + SPL _{broad}	1111.8	26.7
M2	Stream distance + fishing survey + offset (unit length) + habitat type	1085.1	1.5
M3	Stream distance + fishing survey + offset (unit length) + SPL _{broad} + habitat type + SPL _{broad} x habitat type	1083.6	0
M4	Stream distance + fishing survey + offset (unit length) + SPL _{broad} + water velocity + water depth	1112.5	28.9
M5	Stream distance + fishing survey + offset (unit length) + water velocity + water depth	1117.7	34.1

Table 3. Coefficient estimate and standard error for the terms in the fish density model with the lowest AIC score (model M3; Table 2).

Model term	Estimate	Std. Error
Intercept	-1.35	0.09
Mean sound pressure (SPL _{broad})	0.16	0.08
Cascade	-0.27	0.15
Glide	-0.19	0.13
Riffle	-0.37	0.12
Pool	0.82	0.20
Stream distance	0.23	0.08
First fishing session	0.20	0.07
SPL _{broad} : cascade	-0.35	0.15
SPL _{broad} : glide	-0.14	0.12
SPL _{broad} : riffle	0.23	0.15
SPL _{broad} : pool	0.24	0.12

2.9 Figure captions

Figure 1. Spatial and temporal variation of the broadband (0.1-10 KHz) sound pressure level (SPL; dB re.1 μ Pa) in 593 samples of Grégoire Stream (Québec, Canada). Colors are associated to different habitat types. The black solid line represents the elevation profile of the stream starting at the confluence of Grégoire Stream and the Bagot River.

Figure 2. Functional principal component analysis ordination showing 50% confidence ellipses for each habitat type. Stream sites (dots) are also shown.

Figure 3. Redundancy analysis ordination triplot showing the relationships between hydromorphological variables (stream width, water velocity, water depth, dominant and codominant substrates) and the first two principal components of the functional principal component analysis.

Figure 4. Variation in acoustic profiles along the first (A) and second (B) components of the functional principal components analysis. Black solid lines represent the mean acoustic profile. Acoustic profiles for sites with scores 2 SD above (+) or below (-) the mean are also represented.

Figure 5. Predicted relationships between brook charr density and broadband (100-300 Hz) sound pressure level (SPL_{broad}; dB re. 1 μ Pa) for different habitat types. Coefficient estimates and standard errors are presented in Table 3.

Figure 1

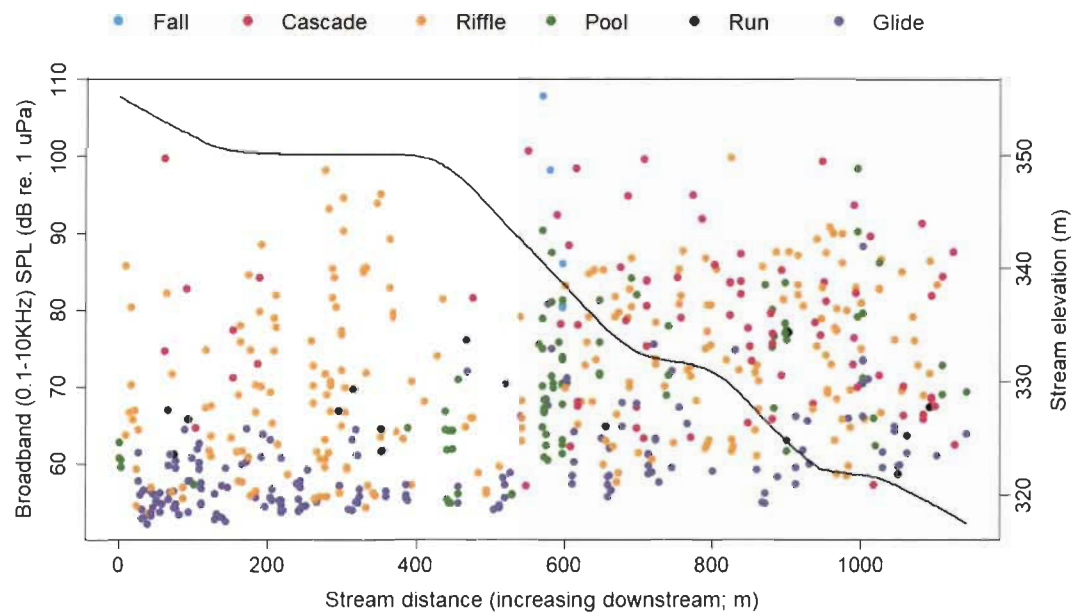


Figure 2

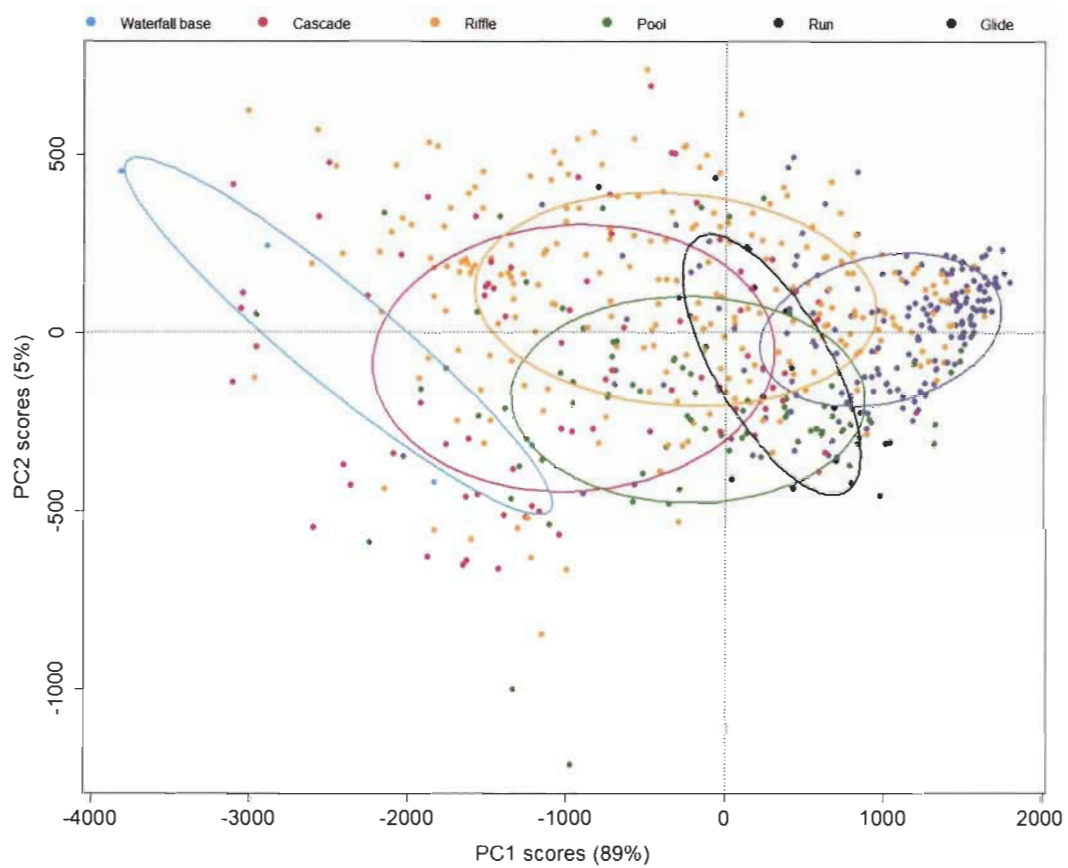


Figure 3

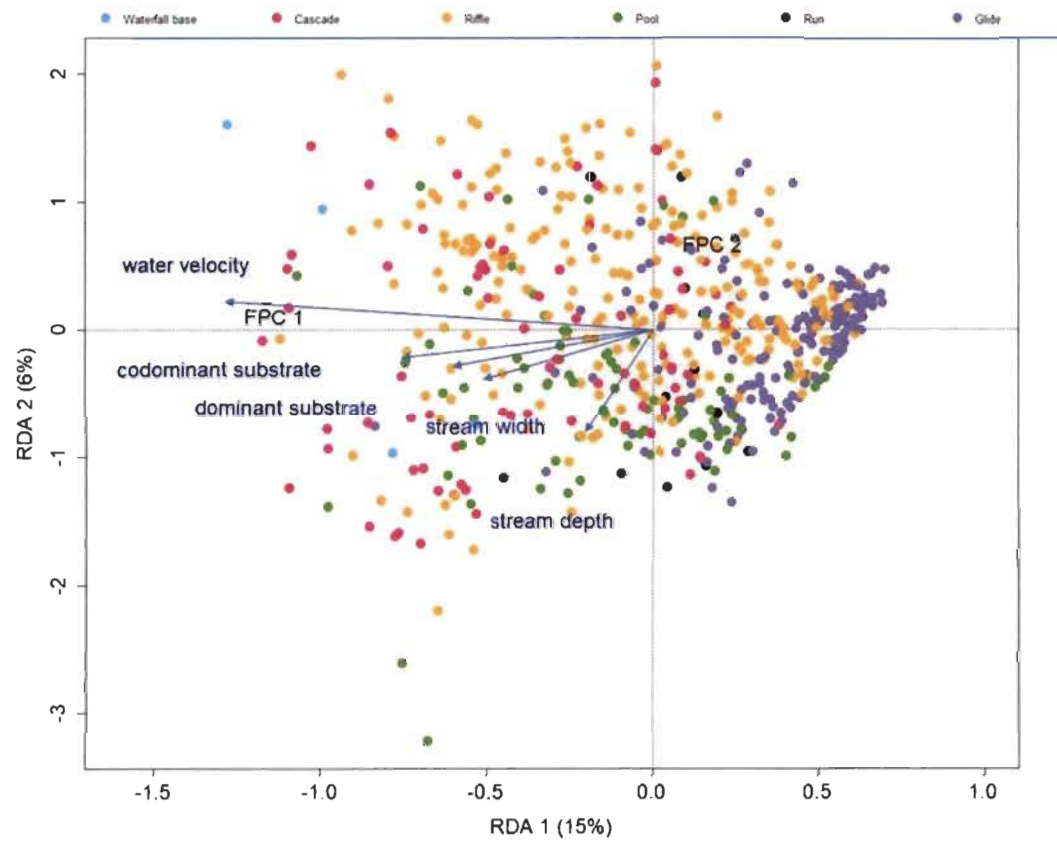


Figure 4

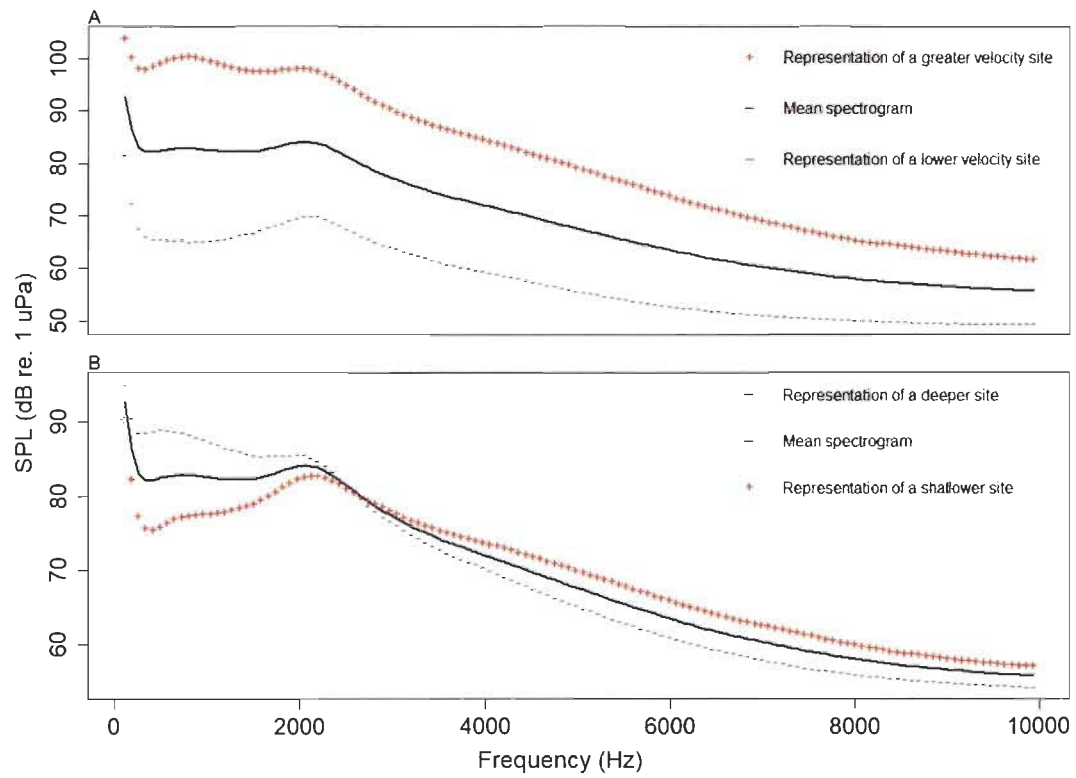
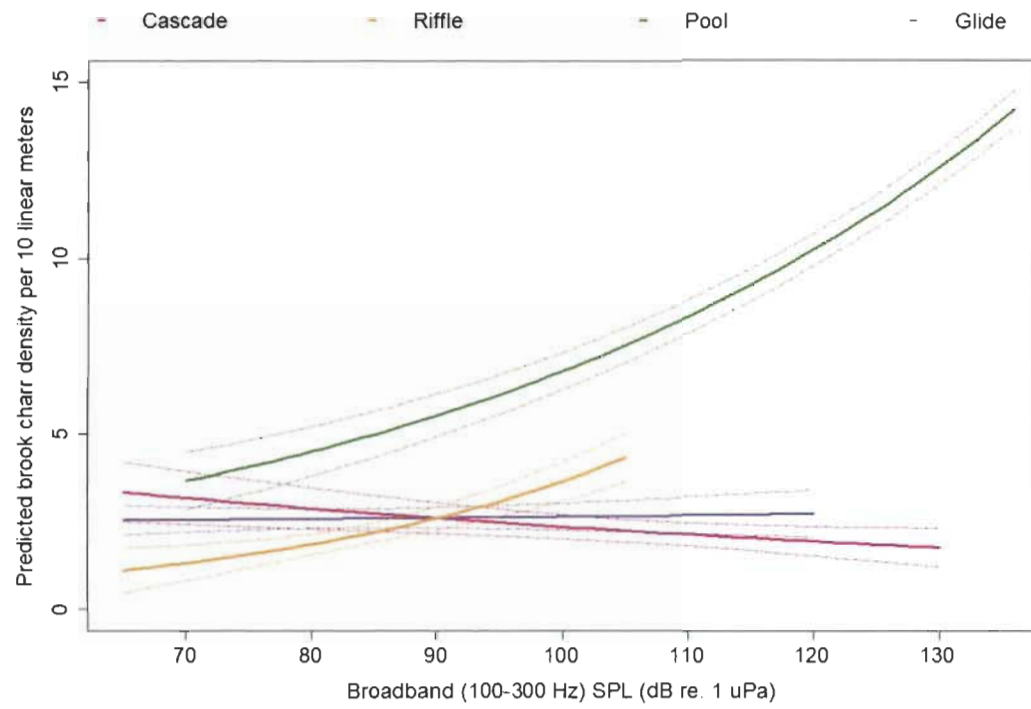


Figure 5



CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Contextualisation

La connaissance des paysages sonores subaquatiques en milieux lotiques est encore à ses balbutiements. Les quelques travaux qui s'y sont intéressés ont tous souligné la forte contribution des éléments abiotiques dans la formation du son ambiant. Plus précisément, les attributs hydromorphologiques comme la profondeur de l'eau, la vitesse de courant, le substrat et les turbulences sont reconnus pour contribuer grandement aux sources de son et à leur variabilité acoustique au sein d'un cours d'eau (Roger and Cox 1988; Lugli et Fine 2003; Tonolla *et al.* 2009; Bradbury et Vehrencamp 2011). Or, l'amplitude et l'impact de cette variabilité dans de tels écosystèmes sont encore mal documentés. Les communautés de poissons rattachées à ces environnements sont soumises à ces fortes variations acoustiques et c'est ce qui explique souvent une sensibilité auditive plus faible chez de nombreuses espèces de ce genre (hypothèse de la contrainte éco-acoustique, Ladich 2013). Des valeurs d'intensité sonore parfois supérieures à 150 dB (re 1 μ Pa) ont été observées en rivières (Lugli et Fine 2003; Amoser et Ladich 2005, 2010; Wysocki *et al.* 2007; Tonolla *et al.* 2011). Malgré une audition amoindrie, il a été démontré que toute espèce de poisson étudiée percevait et était sensible au son (Popper *et al.* 2003). Depuis des décennies, l'abondance des poissons en rivière a été principalement expliquée par les caractéristiques hydromorphologiques d'un cours d'eau (Fausch *et al.* 1988), alors que le paysage sonore n'a jamais été considéré comme une information potentielle de l'habitat.

L'objectif de cette étude était donc, dans un premier temps, d'accroître davantage les connaissances hydroacoustiques en milieu lotique en tentant de comprendre quelles variables hydromorphologiques d'un ruisseau influencent le paysage sonore. Le but était ainsi de mieux comprendre les mécanismes modulant le son. Un accent a aussi été porté

sur l'ampleur de la variation acoustique spatiale et temporelle dans un tel environnement. Le second objectif était de tester la sélection d'habitats acoustiques chez une population de poisson en milieu naturel, ce qui a rarement été fait.

3.2 Résultats principaux

Au total, c'est plus d'un kilomètre du ruisseau Grégoire qui a été décrit d'un point de vue hydromorphologique (profondeur, vitesse de courant, substrat dominant, codominant et largeur du ruisseau) et acoustique (enregistrements de 10 sec.) à une résolution spatiale fine et sur une période de trois mois (voir Annexe A.1 pour la localisation du site et l'Annexe B.1 pour le plan d'échantillonnage). Les résultats quant aux captures d'ombles de fontaine montrent que la densité d'individus était répartie de manière relativement homogène sur toute la longueur du ruisseau (Annexe C.1). Ce plan d'expérience a donc permis de répondre à la question de la sélection de l'habitat acoustique chez une population de poisson en milieu naturel.

Pour s'assurer de la robustesse des enregistrements sonores de l'hydrophone employé pour toute la durée de l'étude, une comparaison avec un deuxième hydrophone (de même modèle) a été réalisée au milieu de l'été. Pour ce faire, 50 sections de ruisseau ont été enregistrées en double avec les deux appareils, en prenant soin d'écouter chaque enregistrement au moment de recueillir l'information. À la suite de la comparaison des doubles échantillons acoustiques pour chaque section, aucune différence notable ne fut observée entre les mesures fournies par les deux hydrophones.

3.2.1 Paysage sonore subaquatique lotique

En étudiant un ruisseau à diversité d'habitats élevée, il a été possible de déterminer que la vitesse du courant et la profondeur de l'eau étaient les variables qui avaient le plus d'influence sur le paysage sonore d'un ruisseau. La vitesse de courant était la variable qui avait le plus grand effet au niveau de l'intensité sonore d'une signature acoustique, et ce pour toutes fréquences confondues (voir figure 3A, chapitre II). Par ailleurs, la profondeur

de l'eau était la variable qui avait le plus d'incidence sur le profil acoustique (voir figure 3B, chapitre II). En ce qui concerne le type de substrat et la largeur du ruisseau, leur contribution à l'environnement acoustique fut moindre. Bien que le substrat ait une importance dans le mécanisme de propagation du son, sa contribution quant à générer des sources sonores est moindre. Par ailleurs, le type de substrat tend à covarier avec la vitesse du courant. Il est possible qu'une évaluation différente du type de substrat en regardant par exemple sa rugosité plutôt que sa taille aurait permis d'établir une meilleure relation avec le son ambiant. Ces premiers constats suggèrent qu'il serait possible d'employer le son comme un outil simple de la caractérisation des types d'écoulements d'un milieu lotique. Ces résultats ont également mis en avant que, dans les petits écosystèmes de ruisseau, le paysage acoustique est en changement constant.

À une échelle spatiale plus élargie, l'analyse des habitats physiques par le son ambiant a permis de discriminer les types d'habitats à des degrés différents (voir figure 2B, chapitre II). Les fortes variations acoustiques intra habitats peuvent s'expliquer par les variations de débit du ruisseau. Cependant, une part du chevauchement acoustique entre les habitats a probablement été causée par le faible débit estival qui avait tendance à homogénéiser l'écoulement du ruisseau. Visuellement, la caractérisation était aussi plus difficile. Autre que l'appréciation des types d'habitats par la classification de Bisson *et al.* (1982), des mesures simples comme la pente ou le pourcentage d'écume en surface auraient pu mieux séparer certains types d'habitats.

La mise en évidence d'une hétérogénéité acoustique aussi élevée au sein d'un même ruisseau est une première (voir figure 1, chapitre II). Bien que des travaux préalables aient démontré une variabilité acoustique entre différentes rivières, ou entre des habitats d'une même rivière, une caractérisation acoustique d'un ruisseau à une résolution aussi fine n'avait encore jamais été réalisée. L'étude a révélé que de grosses variations d'intensité sonore étaient parfois visibles sur de très courtes distances ($> 38 \text{ dB} < 3 \text{ m}$) ou lors de fluctuation de niveau d'eau dans le temps ($> 43 \text{ dB}$ à un même site).

3.2.2 Sélection de l'habitat acoustique par l'omble de fontaine

La relation positive observée entre la densité d'ombles de fontaine et l'intensité sonore suggère que les poissons sont en mesure d'exploiter l'information sonore. Une des raisons premières qui pourrait expliquer cette relation serait le seuil d'audition relativement élevé des salmonidés, situé autour de 110 dB pour des fréquences de 0.1 à 0.4 kHz (bande la plus sensible; Ladich et Fay 2013). La relation positive serait donc la conséquence de capacités auditives moyennes et adaptée à des environnements lotiques bruyants. Cette relation ne s'observe cependant pas dans tous les types d'habitat (voir figure 4, chapitre II). Les fosses sont les habitats qui présentent la relation la plus forte et présentent également le gradient d'intensité sonore le plus large. Dans des environnements préétablis de prédilection (comme pour les fosses), l'information supplémentaire apportée par le son permettrait d'avoir un portrait plus complet de la qualité d'un habitat. Le signal acoustique serait par conséquent pris en compte dans l'optimisation du choix d'un lieu où s'établir. Il est aussi possible que l'environnement acoustique ne soit pas sélectionné par l'omble de fontaine, mais qu'il soit davantage un proxy pour d'autres variables plus directement impliquées dans la sélection d'habitat (c.-à-d., disponibilité alimentaire). Bien que préliminaires, ces premiers résultats soulignent le potentiel des sons subaquatiques pour la caractérisation des habitats. Une recherche plus approfondie de l'utilisation du son par l'omble de fontaine mériterait d'être poursuivie.

3.3 Conclusion

Le son est omniprésent dans l'environnement. Il demeure une source d'information considérable pour de nombreux organismes, tout particulièrement en milieu aquatique où le son se propage cinq fois plus vite que sur terre (Roger and Cox 1988). Dans un contexte de changement climatique avec des dérèglements météorologiques toujours plus fréquents, les résultats obtenus dans ce travail permettent une meilleure compréhension des répercussions possibles de ces phénomènes sur la répartition de la faune aquatique. En outre, ce travail souligne l'importance de considérer tout type d'environnement

acoustique, puisque malgré un son ambiant parfois très élevé dans le site d'étude (> 130 dB), des comportements différents (associations positives et négatives) ont été observés chez l'omble de fontaine.

D'un point de vue plus descriptif, il a été possible d'établir un portrait des types d'écoulements et de profondeurs d'eau par l'analyse de l'environnement acoustique subaquatique. L'utilisation du son comme outil simple et rapide de caractérisation des habitats est un champ de recherche à même de susciter l'intérêt pour les gestionnaires en environnement. Toutefois, plus de 80 % de la variation acoustique s'explique par d'autres facteurs environnementaux que les mesures hydromorphologiques testées dans l'étude (voir figure 3A, chapitre II). Néanmoins, il est possible d'améliorer ces relations en utilisant d'autres descripteurs hydromorphologiques, tels que le coefficient de Froude ou la rugosité du substrat.

La sélection de l'habitat acoustique par une espèce de salmonidé dans un contexte d'eaux vives mériterait d'être réexaminée dans d'autres cours d'eau afin de voir si les résultats se répètent, et ainsi mieux comprendre comment l'information véhiculée par le son influence le comportement des poissons.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aiken, R. B. (1982) Shallow-water propagation of frequencies in aquatic insect sounds. *Can. J. Zool.*, 60, 3459-3461.
- Amoser, S., Wysocki, L. E. and Ladich, F. (2004) Noise emission during the first powerboat race in an Alpine lake and potential impact on fish communities. *J. Acoust. Soc. Am.*, 116: 3789-3797.
- Amoser S., Ladich F. (2005) Are hearing sensitivities of freshwater fish adapted to the ambient noise in their habitats? *J. Exp. Biol.*, 208: 3533-3542.
- Amoser S., Ladich F. (2010) Year-round variability of ambient noise in temperate freshwater habitats and its implications for fishes. *Aquat. Sci.*, 72: 371-378.
- Bom N. (1969) Effect of rain underwater noise level. *J. Acoust. Soc. Am.*, 45: 151-156.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S. (2011) *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Bisson, P. A., Nielsen, J. A., Palmason, R. A., and Grove, L. E. (1982) A system of naming habitat types in small streams with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow, in Armatrout, N. A. (Ed.), *Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*, Am. Fish. S., Western Division, Symposium Proceedings, Portland, Oregon, 62-73.
- Canfield, J. G. & Rose, G. J. (1996) Hierarchical sensory guidance of Mauthner-mediated escape response in goldfish (*Carassius auratus*) and cichlids (*Haplochromis burtoni*). *Brain Behav. and Evol.*, 48: 137-158.
- Crawford J. D., Jacob P., Benech V. (1997) Sound production and reproductive ecology of strongly acoustic fish in Africa: *Pollimyrus isidori*, Mormyridae. *Behaviour*, 134: 677-725.
- Columbia Basin Fish and Wildlife Authority (1999) PIT Tag Marking Procedures Manual, Version 2.
- Dale J. J., Gray M. D., Popper A. N., Rogers P. H., Block B. A. (2015) Hearing thresholds of swimming Pacific bluefin tuna: *Thunnus orientalis*. *J. Comp. Physiol.*, 201: 441-454.

- Desjonquères C., Ryback F., Depraetere M., Gasc A., Le Viol I., Pavoine S., Sueur J. (2015) First description of underwater acoustic diversity in three temperate ponds. *Peer J*, DOI 10.7717/peerj. 1393.
- Fausch, Kurt D.; Hawkes, Clifford L.; Parsons, Mit G. 1988. Models that Predict Standing Crop of Stream Fish from Habitat Variables: 1950-85. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-213. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 52 pp.
- Fine, M. L., and Lenhardt, M. L. (1983) Shallow-water propagation of the toadfish mating call. *Comp. Biochem. Physiol*, A 76: 225-231.
- Forrest T. G., Miller G. L., Zagar J. R. (1993) Sound propagation in shallow water: implications for acoustic communication by aquatic animals. *Bioacoustics*, 4: 259-270.
- Holt D. E. et Johnston C. E. (2011) Can you hear the dinner bell? Response of cyprinid fishes to environmental acoustic cues. *Anim. Behav.*, 82: 529-534.
- Jerko H., Turunen-Rise I., Enger P. S., Sand O. (1989) Hearing in the eel (*Anguilla anguilla*). *J. Comp. Physiol.*, A 165: 455-459.
- Ladich F. (2013) Effects of noise on sound detection and acoustic communication in fishes. In *Anim. Comm. Noise*. Brumm H. (Ed), Springer, 65-90.
- Ladich F. et Fay R. R. (2013) Auditory evoked potential audiometry in fish. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 23: 317-364.
- Ladich F., et Schulz-Mirbach T. (2016) Diversity in fish auditory systems: one of the riddles of sensory biology. *Front. Ecol. Evol.*, 4: 1-26.
- Lagardère J. P., Bégout M. L., Lafaye J. Y., Villotte J. P. (1994) Influence of wind-produced noise on orientation in the flatfish *Solea solea* (L.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1258-1264.
- Leis J., Carson-Ewart B., Cato D. (2002) Sound detection in situ by the larvae of a coral-reef damselfish (Pomacentridae). *Mar. Ecol.Prog. Ser.*, 232: 259-268.
- Lugli M., Fine M. (2003) Acoustic communication in two freshwater gobies: ambient noise and short-range propagation in shallow streams. *J. Acoust. Soc. Am.*, 114: 512-521.

- Lugli M., Fine M. L. (2007) Stream ambient noise, spectrum and propagation of sounds in the goby *Padogobius martensii*: Sound pressure and particle velocity. *J. Acoust. Soc. Am.*, 122: 2881-2892.
- Mann D. A., Zhongmin L. et Popper A. N. (1997) A clupeid fish can detect ultrasound. *Nature*, 389: 341.
- Mann D. A., Higgs D. M., Tavalga M. J., Souza M. J. et Popper A. N. (2001) Ultrasound detection by clupeiform fishes. *J. Acoust. Soc. Am.*, 109: 3048-3054.
- Moyle P. B., et Cech. J. J. (2004) *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall, 171-177.
- Nakatani M., Miya M., Mabuchi K., Saitoh K., Nishida M. (2011) Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evol. Biol.*, 11:177.
- Nystuen J. A. (1986) Rainfall measurements using underwater ambient noise. *J. Acoust. Soc. Am.*, 79: 972-982.
- Pijanowski B. C., Villanueva-Rivera L. J., Dumyahn S.L., Farina A., Krause B., Napoletano B. M., Gage S. H., Pieretti N. (2011) Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. *BioScience*, 61: 203-216.
- Popper A. N., Fay R. R. (1993) Sound detection and processing by fish: Critical review and major research questions. *Brain Behav. Evol.*, 41: 14-38.
- Popper A. N., Carlson T. J. (1998) Application of the use of sound to control fish behavior. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 127: 673-707.
- Popper A.N., Lu Z. (2000) Structure-function relationships in fish otolith organs. *Fish. Res.*, 46: 15-25.
- Popper, A. N., Fay, R. R., Platt, C., and Sand, O. (2003) "Sound detection mechanisms and capabilities of teleost fishes," in *Sensory Processing in Aquatic Environments*. S. P. Collin and N. J. Marshall (Ed), Springer-Verlag, New York, pp. 3-38.
- Popper A.N., Schilt C.R. (2008) Hearing and acoustic behavior: Basic and applied considerations. In: Webb J. F., Fay R. R., Popper A. N. (Eds), *Fish Bioacoustics*, Springer, New York, 17-48.
- Popper A. N. et Fay R. R. (2011) Rethinking sound detection by fishes. *Hear. Res.*, 273: 25- 36.

- Purser J., Radford A. N. (2011) Acoustic noise induces attention shifts and reduces foraging performance in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) *PLOS ONE*, 6: 1-8.
- Rogers P. H., Cox H. (1988) Underwater sound as a biological stimulus. In: Atema J., Fay R. R., Popper A. N., Tavolga W. N. (Eds.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*, Springer, New York, 131-149.
- Radford C. A., Stanley J. A., Simpson S.D., Jeffs A. G. (2011) Juvenile coral reef fish use sound to locate habitats. *Coral Reefs*, 30: 295-305.
- Schellart N. A. M. et Popper A. N. (1992) Functional aspect of the evolution of the auditory system of actinopterygian fish. In Webster D. B., Fay R. R., Popper A. N. (Eds.), *The Evolutionary Biology of Hearing*, Springer-Verlag, New York, 295-322.
- Scholz K., Ladich F. (2006) Sound production, hearing and possible interception under ambient noise conditions in the topmouth minnow *Pseudorasbora parva*. *J. Fish Biol.*, 69: 892-906.
- Slabbekoorn H., Bouton N., Van Opzeeland I., Coers A., Cate C., Popper A. N. (2010) A noisy spring: The impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends Ecol. Evol.*, 25: 419-127.
- Speares P., Holt D., Johnston C. (2011) The relationship between ambient noise and dominant frequency of vocalization in two species of darters (Percidae: *Etheostoma*). *Environ. Biol. Fish.*, 90:103-110.
- Tolimieri N., Jeffs A., Montgomery J. (2000) Ambient sound as a cue for navigation in reef fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 207: 219-224.
- Tolimieri N., Haine O., Jeffs A. G., McCauley R., Montgomery J. C. (2004) Directional orientation of pomacentrid larvae to ambient reef sounds. *Coral Reefs*, 23: 184-191.
- Tonolla D., Lorang M. S., Heutschi K., Tockner K. (2009) A flume experiment to examine underwater sound generation by flowing water. *Aquat. Sci.*, 71: 449-462.
- Tonolla D., Acuña V., Lorang M. S., Heutschi K. and Tockner K. (2010). A field-based investigation to examine underwater soundscapes of five common river habitats. *Hydrol. Process.*, 24: 3146-3156.
- Tonolla D., Lorang M. S., Heutschi K., Gotschalk C. C., Tockner K. (2011) Characterization of spatial heterogeneity in underwater soundscapes at the river segment scale. *Limnol. Oceanogr.*, 56: 2319-2333.

- Wahlberg M., Westerberg H. (2005) Hearing in fish and their reactions to sounds from offshore wind farms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 288: 295-309.
- Wentworth C.K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediment. *J. Geol.*, 30: 377-392.
- Wilson M., Acolas M-L., Bégout M-L., Madsen P. T., Wahlberg M. (2008) Allis shad (*Alosa alosa*) exhibit an intensity-graded behavioral response when exposed to ultrasound. *J. Acoust. Soc. Am.*, 124: 243-247.
- Wysocki L. E., Ladich F. (2005) Hearing in fishes under noise conditions. *JARO*, 6: 28-36.
- Wysocki L. E., Dittami J. P., Ladich F. (2006) Ship noise and cortisol secretion in European freshwater fishes. *Biol. Conserv.*, 128: 501-508.
- Wysocki L. E., Amoser S., Ladich F. (2007) Diversity in ambient noise in European freshwater habitats: Noise levels, spectral profiles, and impact on fishes. *J. Acoust. Soc. Am.*, 121: 2559-2566.
- Wysocki L. E., Codarin A., Ladich F., Picciulin M. (2009) Sound pressure and particle acceleration audiograms in three marine fish species from the Adriatic Sea. *J. Acoust. Soc. Am.*, 126: 2100-2107.
- Zhao L., Wang J., Brauth S. E., Tang Y., Cui J. (2016) Sometimes noise is beneficial: Stream noise informs vocal communication in the little torrent frog. *J. Ethol.*, Springer, 35: 259-267.

ANNEXE A

LOCALISATION DU SITE D'ÉTUDE

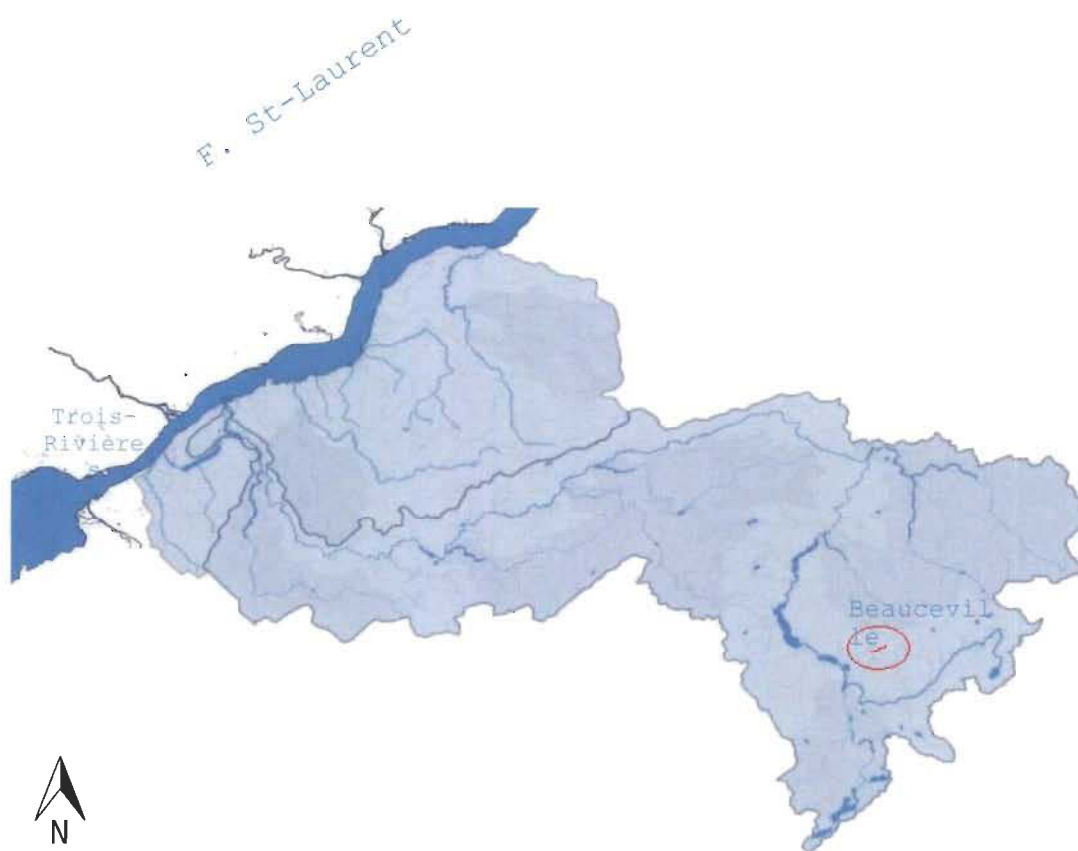


Figure A.1 Le ruisseau Grégoire (en rouge) est un cours d'eau de second ordre appartenant au bassin versant de la rivière Bécancour, région Chaudière-Appalaches.

ANNEXE B

PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE DU RUISSEAU GRÉGOIRE

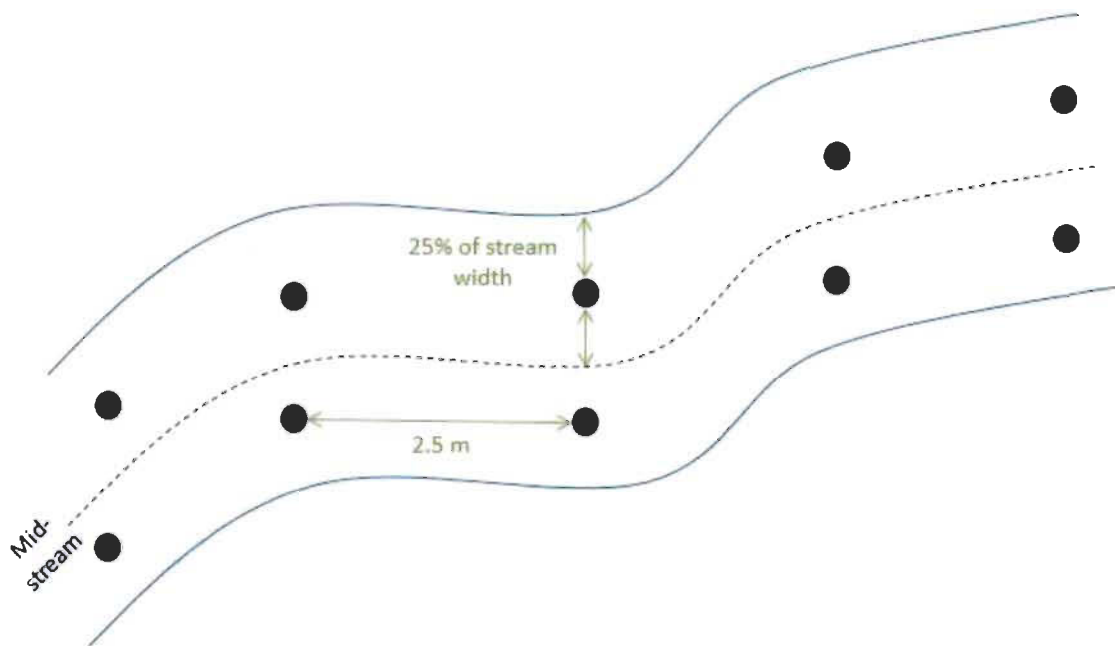


Figure B.1 La répartition spatiale des points de mesures hydromorphologiques (profondeur, vitesse de courant, substrat dominant, codominant et largeur du ruisseau) et acoustiques (enregistrement de 10 sec.) suit un ordre systématique à travers l'ensemble du secteur étudié. À tous les 2.5 mètres de distance (d'aval vers l'amont) se trouve deux points de mesures. Chacun de ces points sont à égales distances entre la rive et le centre du ruisseau.

ANNEXE C

ABONDANCES D'OMBLES DE FONTAINE DU RUISSEAU GRÉGOIRE

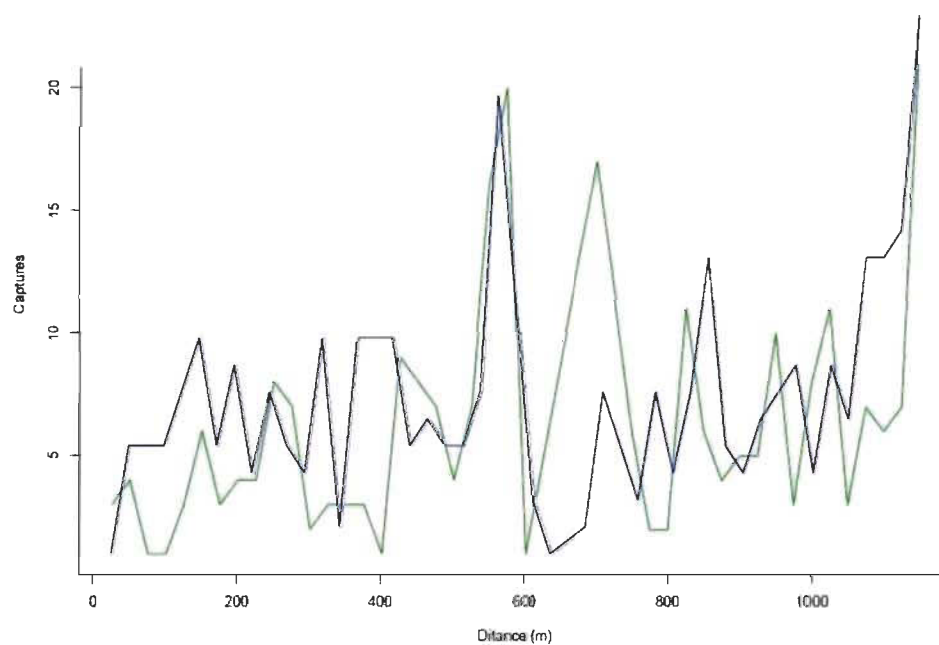


Figure C.1 Abondances d'ombles de fontaine pris lors de la première (en bleu) et deuxième (en vert) pêche sur le tronçon d'étude du ruisseau Grégoire en 2017.